

3245

by 80¢

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

DRITTER BAND. ZWEITER TEIL.

MIT 406 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906





Inhaltsverzeichnis

zu Band III, Teil 2.

Drittes Kapitel.

Die Histogenese der Stützsubstanzen der Bindesubstanzgruppe.

Von

Prof. **W. Flemming** (Kiel).

Die Frage, wie sich die faserig geformten Intercellularsubstanzen der Bindesubstanzgruppe im tierischen Körper bilden, ist so alt wie die tierische Histologie selbst. Schon in dem Hauptwerke THEODOR SCHWANN's [1]), mit welchem letztere beginnt, hat sie eine Bearbeitung [2]) und eine Beantwortung erfahren, die auch nach unseren jetzigen Kenntnissen in vieler Hinsicht, ja im wesentlichen richtig zu nennen ist [3]). Getreu seinem Prinzip, überall auf die lebende Zelle als Bildungsgrundlage aller Formteile im Körper zurückzugehen, ließ SCHWANN auch die collagenen Fibrillenbündel des Bindegewebes, sowie auch die elastischen Fasern [4]) durch Auswachsen und Umwandlung embryonaler Zellenleiber entstehen. Die Untersuchung der Entwickelung der collagenen Fibrillenbündel nahm er am Bindegewebe verschiedener Körperstellen bei Schweinsembryonen von 3,5 Zoll Länge vor. Die Zellen, die er darin fand, waren, außer kleinen runden, längliche, von ihm sogenannte „Faserzellen", von länglicher Form, mit 2 oder auch mehrfachen Ausläufern, welche faserig werden, so daß also



Fig. 1. „Faserzellen" nach SCHWANN (Buch Fig. 11 und Fig. 7, Taf. III), aus der embryonalen Achillessehne und dem embryonalen Bindegewebe. Vergl. auch die späteren Abbildungen nach BOLL.

1) Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen, Berlin 1839, Sander'sche Buchhandlung.

2) Daselbst 2. Abschn., 2. Abt., 3. und 4. Klasse, speciell p. 132—154.

3) Vergl. besonders die Ergebnisse der Arbeiten von BOLL, LWOFF, FLEMMING (unten besprochen in Bezug auf Entwickelung der collagenen Fibrillen), O. HERTWIG, SPULER und F. C. C. HANSEN (Entwickelung elastischer Fasern auf Grund von Zellenleibern).

4) l. c. p. 148 ff. Ueber die Entwickelung letzterer Fasern siehe weiter unten im Text.

Büschel von Fibrillen von den Zellen auswachsen; die Faserung greift dann weiter in den Zellkörper hinein und bis an seinen Kern, indem die Substanz des Zellenleibes sich fibrillär umwandelt, so daß also direkt durch Umwandlung dieser Zellen ein Fibrillenbündel (oder auch mehrere, vermittelst mehrfacher Zellausläufer) entsteht, an dem dann der Kern und ein Rest des Zellenleibes seitlich persistiert. — Diese „Faserzellen" leitete Schwann von den anderen kleinen, rundlichen Zellen her, die nach seiner, jetzt verlassenen Zellbildungstheorie frei in dem umgebenden „Blastem" entstanden sein sollten und sich durch Auswachsen von Ausläufern zu jenen umgestaltet hätten.

Es war hiermit also die erste Proklamierung einer cellulären Entstehung der Fibrillenbündel der Intercellularsubstanz gegeben. Ihr trat schon nach wenigen Jahren Henle [1]) entgegen und für eine intercelluläre Fibrillenbildung ein. Er vermochte — in embryonalen Sehnen — niemals Fibrillenbündel als direkte Fortsetzungen von Zellen zu finden, nahm vielmehr an, daß sie durch einen direkten „Zerfall", d. h. eine längsfaserige Differenzierung einer vorher vorhandenen homogenen Intercellularsubstanz des Bindegewebes neben den Zellen sich bildeten, ohne substantielle Beteiligung der letzteren. Diese Anschauung von einer intercellulären, freien Fibrillenbildung hat dann zunächst so gut wie alle Forscher, die mit der Entwickelung der Bindesubstanzen in Berührung traten, gefangen genommen, so Bruch [2]), Kilian, von Hessling, Drummond, und besonders Kölliker, der früher der Schwannschen Lehre geneigt gewesen war [3]), dann aber nach weiteren Untersuchungen [4]) ganz als Anhänger der intercellulären freien Fibrillenbildung auftrat, wie später Ranvier (1875, p. 405—409: Développement du tissu conjonctif). Gleichzeitig mit Henle hatte nur Valentin (1842) eine Ansicht vertreten, die gleich der Schwann'schen eine celluläre Fibrillenbildung annimmt, aber darin von jener differiert, daß sie die Fibrillen nicht als Bündel, sondern als einzelne Fäserchen von den Zellausläufern auswachsen läßt (näher besprochen bei Boll, 1872, s. unten, p. 3). Es ist übrigens aus Valentin's Arbeit eigentlich nicht deutlich zu entnehmen, daß er sich in einen Gegensatz zu Schwann stellt; auch Boll (1872) und C. C. Hansen (1899) haben in seiner Arbeit nichts derartiges finden können.

Um den gleichen Punkt handelte es sich auch bei den Arbeiten aus Brücke's Laboratorium (Wien), die im Lauf der 60er Jahre erschienen (Kusnetzoff, L. V. 1867 und Obersteiner 1867), welche bei der sich entwickelnden Cutis (Kusnetzoff) und Sehne (Obersteiner) das Auswachsen von einzelnen Fibrillen aus den Enden spindelförmiger Bildungszellen vertraten, so daß also jede Fibrille im fertigen Bindegewebe die Fortsetzung des Endes eines Zellausläufers sein würde. Ich möchte mich dem Urteil F. Boll's (1872, s. unten), der den Charakter der jungen Zellausläufer aus Fibrillenbündel wohl außer Zweifel gestellt hat, darin anschließen, daß die Erörterung dieser Frage in den älteren Arbeiten, mit Rücksicht auf die geringere Vollkommenheit der früheren Mikroskope, nur wenig Wert hat. Bei Boll findet man noch ziemlich zahlreiche Arbeiten aus der Zeit bis

1) Allgem. Anatomie, 1841, p. 197 und 379.
2) Dieser und Folgende: s. Lit.-Verz.
3) Mikroskopische Anat., Bd. 2, p. 256.
4) 1852 und in der Mikroskopischen Anatomie.

1870, welche die Fibrillenbildung betreffen, großenteils von pathologischem Gebiet, citiert und besprochen (BOLL, p. 38—41). Darunter ist die Monographie A. ROLLETT's über Entwickelung des Bindegewebes in STRICKER's Handbuch der Lehre von den Geweben (1871), deren Verfasser die Zellen, bei hauptsächlicher Untersuchung an serösen Häuten von Embryonen, ganz unbeteiligt an der Bildung der Fibrillen sein läßt. Es rührt dies einmal von der Benutzung zu später Stadien, in denen die erste Anlage der Fibrillen vorbei ist, dann von der Verwendung des Kalibichromates, welches, wie auch BOLL bemerkt, starke Veränderungen der Zellenleiber wie auch der jungen Fibrillen hervorruft, endlich auch von einer unrichtigen Fragestellung her. ROLLETT setzte voraus, daß, wenn eine Produktion von Fibrillen oder Fibrillenbündeln von den Zellen aus stattfinde, dies, ganz im alten SCHWANN'schen Sinne, in Form eines Aussprossens von den zugespitzten Enden der Zellen und Zellausläufer stattfinden müsse, welche Enden man deswegen mit den Fibrillenbündeln in Kontinuität zu finden habe; nicht aber, wie es in der That ist, daß die Fibrillen sich bündelweis der Länge nach im Leibe einer Zelle anlegen (vergl. die unten reproduzierten Figg. von BOLL und FLEMMING). Es glückte ROLLETT bei allem Suchen nicht, ein zugespitztes Zellende mit einem Fibrillenbündel [oder gar mit einer Einzelfibrille eines solchen, nach KUSNETZOFF und OBERSTEINER[1])] in Kontinuität zu finden; denn beide Dinge, Zellenleib und Fibrillenbündel, sehen, infolge der oben erwähnten Kalibichromatwirkung (in Form der MÜLLER'schen Lösung) am Omentum eines älteren Embryo so verschieden aus, daß dieses vergebliche Suchen, und damit ROLLETT's negatives Schlußresultat in der Frage, sich völlig erklärt. Aehnlich ist es später RANVIER gegangen (1875), welcher als Reagens auf die Zellen Jodlösung benutzt hatte, ein Mittel, das ebenfalls starke Besonderheit im Aussehen des Zellprotoplasma bewirkt, so daß es von den Fibrillenbündeln ganz differiert.

Ich komme nun zu der wichtigsten und vorzüglichsten Arbeit, die über unseren Gegenstand existiert, es ist die mehrfach erwähnte von BOLL (1872). Wir dürfen sie eigentlich als den Ablagerungsort der Anschauungen MAX SCHULTZE's ansehen, dessen vertrauter Schüler BOLL gewesen ist, der Anschauungen, in welchen die in dem berühmten Aufsatz M. SCHULTZE's „Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe“ [2]) niedergelegten Prinzipien auf das Bindegewebe übertragen wurden und die Bildung aller geformten Teile in dessen Intercellularsubstanz, also der Fibrillen und Fasern, ganz im Sinne SCHWANN's, auf eine „formative Kraft“ des Zellprotoplasma bezogen wurde [3]). BOLL machte seine Beobachtungen an

1) S. oben.

2) REICHERT's und DU BOIS REYMOND's Archiv, 1861, p. 1.

3) MAX SCHULTZE selbst hat eine eigene Arbeit über diesen Gegenstand nicht veröffentlicht, außer dem, was in dem eben citierten Aufsatz darüber geäußert ist. Diese Stelle lautet: „Der genannte Zustand des jungen Bindegewebes ist so zu deuten, daß die allmählich sich fibrillär umwandelnde Grundsubstanz das Protoplasma wandlungsloser und bis zur Verschmelzung genäherter Embryonalzellen sei. Aber wie bei der Entwickelung der Muskelfasern Spuren unveränderten Protoplasma zwischen den Fibrillen übrig bleiben und sich namentlich um die Kerne ansammeln, so bleibt auch bei Zellen, deren Protoplasma sich in fibrilläres Bindegewebe umwandelt, außer den Kernen noch ein wenig unverändertes Protoplasma übrig, welches erstere in freilich oft nur sehr geringer Menge umgiebt. Das sind die gleich den Muskelkörperchen wandungslosen Bindegewebs- oder Sehnenkörperchen.“ In dem eben cit. Aufsatz: Ueber Muskelkörperchen etc., p. 13.

bebrüteten Hühnchen und Möven, an verschiedenen Bindegeweben (Arachnoidea, subcutanes Gewebe, Sehnen), die frisch auf dem geheizten Objekttisch untersucht wurden. Er erklärt solche frische Objekte für weit instruktiver als mit Reagentien behandelte, weil jene die zarten Fibrillenanlagen weit schärfer und deutlicher zeigen, während

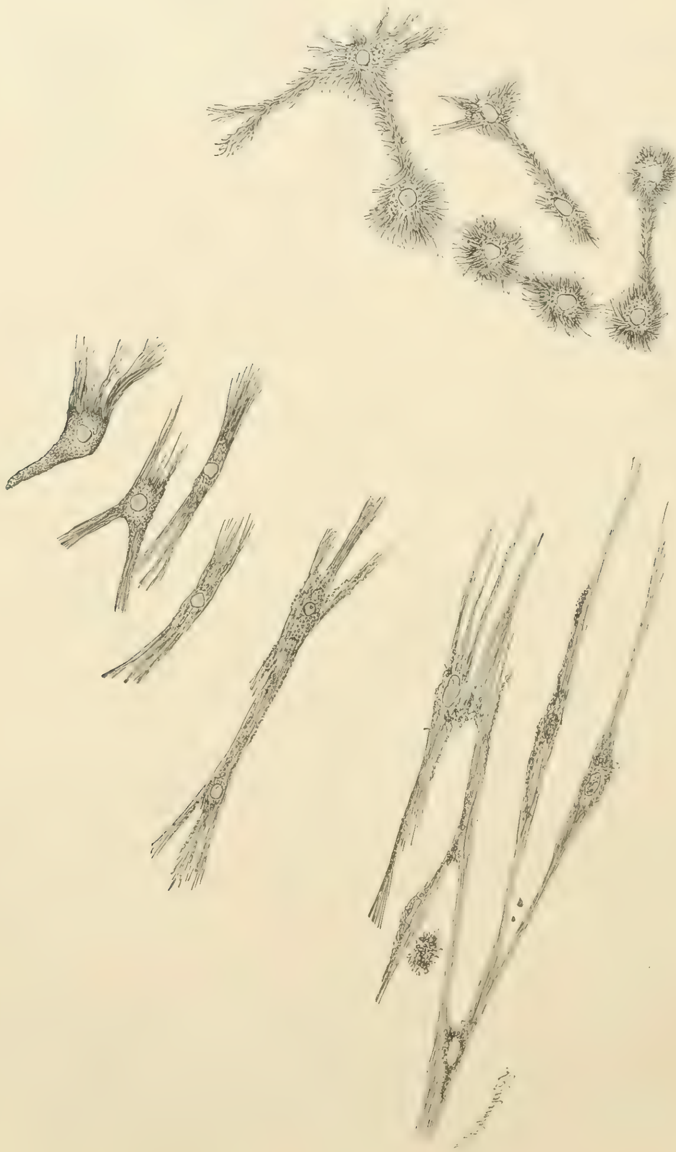


Fig. 2. Nach Fig. 4, 10 und 11 bei BOLL, 1872. Fibrillenbildende Zellen aus dem Bindegewebe, Unterhaut des Kopfes und Arachnoidea, frisch, geheizter Objekttisch. HARTNACK IX à imm. 2.

die meisten Reagentien (außer Osmiumsäure sowie auch Chromosmiumessigsäure, s. unten FLEMMING) irgendwelche Veränderungen machen. Ich reproduziere hier einige Abbildnngen BOLL's, welche das Fibrillärwerden des Zellprotoplasma namentlich in den Ausläufern der Zellen und die Umwandlung dieser Ausläufer in Fibrillen b ü n d e l deutlich genug zeigen; bitte übrigens seine ganze Taf. 2, l. c. zu vergleichen. — Es war mit dieser Arbeit, wie mir scheinen will, eigentlich die Frage, ob celluläre, ob intercelluläre Fibrillenbildung endgiltig zu Gunsten ersterer Ansicht beantwortet, und es hat wohl nur an dem Unterbleiben einer gebührenden Nachuntersuchung gelegen, daß sich der Gegensatz noch weiter fortspinnen konnte.

Zunächst geschah dies gleichwohl. RANVIER (1875, p. 402 ff.) trat bald nach BOLL wieder für eine freie intercelluläre Entstehung der Fibrillen ein (ohne dieselbe bewiesen zu haben, s. alsbald unten), und KOLLMANN sprach sich in dem Aufsatz von 1876 und dem als nachfolgenden citierten in demselben Sinne aus. Auch in diesen Arbeiten vermag ich jedoch, gegenüber BOLL's deutlichen, positiven Beobachtungen, nichts Beweisendes zu sehen; mir scheinen KOLLMANN's dort vorgebrachte Argumente alle mehr theoretischer Art zu sein, als daß er thäte, was hier doch zu thun ist: der fraglichen fibrillenproduzierenden Zelle des embryonalen Gewebes direkt zu Leibe zu gehen und zu entscheiden, was man an ihr sieht oder nicht sieht. Wenn z. B. der Verf. auf p. 182 (in „Strukturlose Membranen") sagt: „Die neuen Entdeckungen über die P l a t t e n an den Bindegewebszellen (NB. im ausgewachsenen Gewebe, SCHWALBE, RANVIER, RETZIUS) müssen unsere Anschauungen bezüglich der Entstehung der Fibrillen in eine von der herrschenden Lehre verschiedene Richtung treiben. Wenn das Protoplasma der embryonalen Zelle sich zu einem von den leimgebenden Fibrillen vollkommen verschiedenen, zu einem strukturlosen, den Säuren widerstehenden Häutchen umwandelt, so ist doch nicht gleichzeitig auch die Umwandlung in Bindegewebsfibrillen denkbar, und es tritt die Lehre wieder in ihr Recht ein, welche die Entstehung der Fibrillen in die Zwischensubstanz verlegt" — so läßt sich antworten: beide Vorgänge sind keineswegs gleichzeitig, sondern sehr u n g l e i c h z e i t i g; die Fibrillenbildung ist eine der frühesten Lebensäußerungen der Zelle, die Plattenbildung ein abschließender Prozeß, welcher auftritt, nachdem jene längst geleistet ist.

Diesem Zurückfallen in die alte HENLE'sche Lehre gegenüber hielt ich es nicht für überflüssig, noch einmal Beobachtungen mitzuteilen, welche eine celluläre Fibrillenentstehung geradezu b e w e i s e n. Für eine solche hatte sich inzwischen auch noch LWOFF[1]) ausgesprochen; er ließ, nach Arbeiten an Säugetierembryonen, die Fibrillen zwar „a u f d e r O b e r f l ä c h e der Zellen", aber doch von deren Protoplasma aus, gebildet werden. Es sieht so aus; aber wer immer sich an dieser Frage versucht hat, wird zugeben, daß an LWOFF's Objekten die Zellen gar zu klein sind, um eine endgiltige Entscheidung zu gestatten.

Ich traf — zufällig — auf ein Objekt, das größere Verhältnisse und außerdem noch besondere Vorteile bietet. Es ist das parietale Bauchfell von Salamanderlarven (vom Juli und August), das sich an Objekten aus Chromosmiumessigsäure oder HERMANN'scher Lösung

1) Wiener akadem. Sitzungsber., Bd. 38 math.-nat. Kl., Abt. 3, p. 184.



Fig. 2a.

Fig. 2a und Fig. 3. Nach FLEMMING, 1891: Zur Entwickelung der Bindegewebsfibrillen. Aus VIRCHOW'sche Festschrift, Fig. 2, 3.

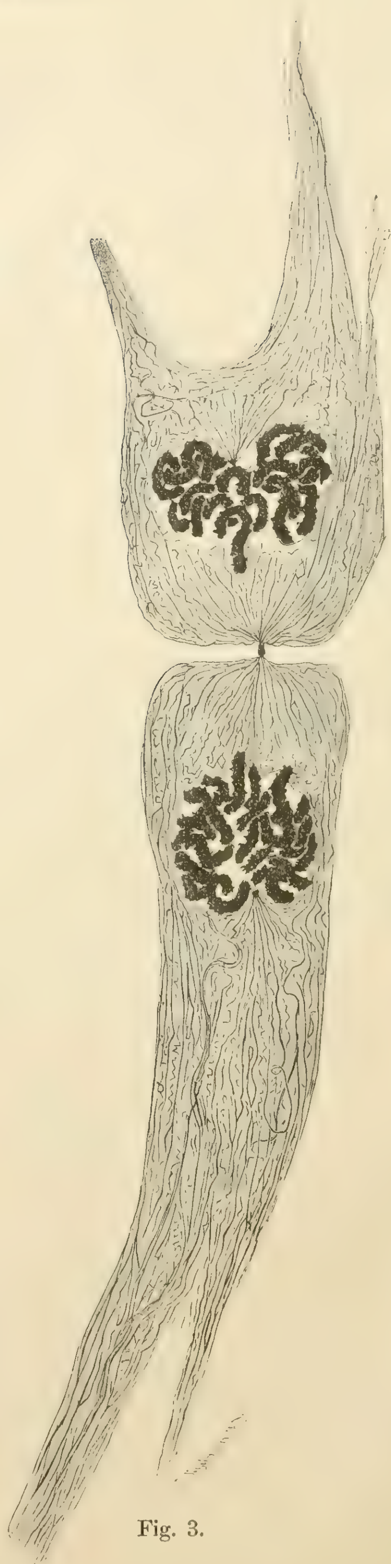


Fig. 3.

leicht als dünne Membran abreißen läßt; auch die zarte Wand der Lunge kann dienen. Nach solchen Objekten, die mit der von mir angegebenen Dreifachbehandlung (Safranin-Gentiana-Orange) gefärbt waren, habe ich die folgende Beschreibung (Lit.-Verz. 1891) gegeben: Die jungen Bindegewebszellen sind sehr groß. Man sieht dank ihrer Färbung sehr deutlich, daß die Fibrillenbündel in ihnen und ihren Ausläufern angelegt werden (Fig. 1, l. c.). Ganz vorzüglich gut sieht man dies bei Zellen, die in Teilung stehen (Fig. 2a und 3 hier, Fig. 2, 3, 4 l, c.). Van Beneden und ich[1]) haben gefunden, daß bei Zellen, die in Mitose stehen, eine eigentümliche Verdickung des Zellkörpers eintritt und alle fädigen Strukturen desselben stärker färbbar werden. Das zeigt sich hier auffällig an den jungen Fibrillen; schon bei schwächerer Vergrößerung (Fig. 2a hier) sehen die in Mitose stehenden Zellen dunkel und feingestreift aus, und bei stärkerer Vergrößerung (Oelimmersionen) kann man verfolgen, daß diese feinen Fibrillen bei derselben Einstellung da liegen wie die Ausläufer der Polstrahlung, also sich noch im Zellenleib selbst, wennschon in seinem peripheren Teil, befinden. Vielfach sieht man diese Fibrillen geschlängelt (Fig. 3 hier, Fig. 4 l. c.), oft ziemlich stark; dies rührt davon her, daß der Leib der Zelle während der Teilung sich wechselnd kontrahiert, und somit die darin enthaltenen Fibrillen bald geschlängelt, bald mehr gestreckt gefunden werden müssen.

Ich weiß nicht, wie man solchen Bildern gegenüber noch in Zweifel daran bleiben kann, daß die Fibrillen aus dem Zellprotoplasma selbst. durch eine vis formativa desselben entstehen können, und zwar dann wohl durch eine Umprägung der Fadenstruktur dieses Protoplasma, welche ich an anderen Orten[2]) beschrieben und auch in der Arbeit von 1891 erwähnt habe.

Wenige Jahre später hat denn auch F. Reinke, an denselben Objekten und mit derselben[3]) Methode, eine völlige Bestätigung dieser meiner Befunde geliefert (1894). — Reinke macht an dieser Stelle (p. 385 ff.) auf eine Schwierigkeit aufmerksam, die sich in Bezug auf das Längenwachstum der Fibrillenbündel ergiebt. Solange diese noch in der peripheren Schicht der Zelle selbst liegen, kann deren Längenwachstum mit dem der Fibrillen identisch sein; wie sind aber die späteren Zustände zu denken, wo die schon gebildeten Fibrillen aus der Zelle herausgerückt und Intercellularsubstanz geworden sind? Ich antworte darauf mit Hansen (s. weiter unten): dann liegen eben die Fibrilleu in dem Territorium von Intercellularsubstanz, das von der betreffenden Zelle geschaffen worden ist, das aus ihrem „Ektoplasma" (Hansen) hervorgegangen ist; diese Territorien sind mitlebendig, wie ich mir die ganze Intercellularsubstanz so denke (s. weiter unten), es können in ihnen Vorgänge fortspielen, die zu einem Längenwachstum der Fibrillen durch Intussusception führen. Ein solches, intussusceptionelles Längenwachstum der Fibrillenbündel wären wir ja übrigens auch genötigt anzunehmen, wenn wir eine freie intercelluläre Fibrillenentstehung voraussetzen wollten. Denn wenn ich mir eine embryonale Sehne in ihren frühesten Zuständen denke und dann spätere dagegenhalte, wo die Bündel 10- und mehrmal so lang ge-

1) Zellsubstanz, Kern und Zellteilung 1882, p. 206 ff.

2) Beiträge zur Kenntnis der Zelle etc. Taf., 15, Fig. 7a; Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, 1882, p. 46.

3) Nur mit einer geringfügigen Modifikation.

worden sind als zu der Zeit wo sie eben entstanden waren, wie soll das ohne eigene Wachstumsverlängerung der Bündel abgegangen sein?

F. Reinke hat in dieser Arbeit auch einen Streifzug in die Entwickelungsgeschichte der elastischen Fasern gemacht, dessen ich vorläufig Erwähnung thun will. Er findet in solchen Zellen, wie ich sie als fibrillenbildend beschrieben habe, stärker gefärbte, dickere, oft geschlängelte Faserbildungen (z. B. l. c. Fig. 17), in denen er die Anlage elastischer Fasern suchen möchte. Es sieht in der That sehr danach aus, und man wird versucht, als Bildungsgrundlage an die zahlreichen färbbaren Körnchen zu denken, die in solchen Zellen vorkommen (siehe viele von Reinke's Figuren, sowie die meinigen in der Arbeit von 1897). Reinke empfindet freilich Skrupel, ob es dieselben Zellen seien, die so elastische Fasern und Fibrillen erzeugen; er sagt (p. 388 l. c.): „Nun drängt sich ferner die Frage auf: werden in ein und denselben Zellen collagen bleibende und elastisch werdende Fasern gebildet, oder sind derartige Zellen, die elastische Fasern erzeugen, specifisch verschieden von denen, die dies nicht thun? Die Frage ist thatsächlich schwer zu entscheiden, theoretisch scheint es mir aber doch höchst unwahrscheinlich, daß eine und dieselbe Zelle beide Faserarten bilden sollte.“ Ich kann eine derartige, a priori bestehende Unwahrscheinlichkeit nicht recht einsehen, vielmehr scheinen mir Reinke's Fig. 17 und 7a, und auch manches, was ich seitdem an eigenen Präparaten gesehen habe, dafür zu sprechen, daß doch die gleiche Zellart des embryonalen Bindegewebes mit der Produktion von beiderlei Faserarten betraut sein könnte. — Außer Zweifel steht es, daß in späteren Stadien (Larven vom August und September) das Bauchfell der Salamanderlarve reichliche elastische Fasern führt.

Es erübrigt noch zu sagen, was sich gegenüber Ranvier's erneuter Behauptung einer intercellulären freien Fibrillenbildung (1875, p. 402 ff.) einwenden läßt. Ranvier nimmt zum Beleg dafür sehr späte Stadien: die Befestigungsstelle der Achillessehne am Calcaneus bei neugeborenen Kaninchen, wo also Sehnengewebe in Knorpelgewebe übergeht. Hier sind nahe der Grenzstelle im Knorpel dessen Zellen noch in Reihen geordnet, so wie sie in der Sehne stehen, und zwar in Fortsetzung dieser Sehnenzellenreihen; zwischen denselben sieht man die fibrilläre Grundsubstanz der Sehne in die hyaline des Knorpels auslaufen und anscheinend frei darin enden. Durch polarisiertes Licht, das die anisotropen Fibrillen hell läßt, erscheint dies besonders schlagend, und Ranvier schloß, daß die Fibrillen auch hier in der Grundsubstanz, wo man sie später sieht, entstanden sein müßten. Aber Ranvier konnte damals noch nicht wissen, was uns seit 1874 (und 1878) durch Tillmanns (s. Lit.-Verz.) bekannt ist, daß die hyaline Grundsubstanz des Knorpels eben nicht homogen ist, sondern aus feinen Fibrillenbündeln besteht, deren Bildung durch die Knorpelzellen wir nach Analogie der Befunde am fibrillären Bindegewebe anzunehmen ein Recht haben. (Vergl. Tillmanns 1874 und 1877.) Diese Befunde von Tillmanns wurden bestätigt und weiter ausgeführt durch Van der Stricht (1886), dessen Arbeit viele Beispiele von fibrillärer Struktur der Grundsubstanz an frischen Knorpeln bringt. — Es bleibt freilich noch aufzuklären, wie bei Ranvier's Objekt dann diese Fibrillen der Knorpelgrundsubstanz in die Lage kommen, in der Fortsetzungsrichtung der Sehnenbündel zwischen den Knorpelzellenreihen zu liegen; es wäre wohl nicht undenkbar, daß dies rein mechanisch

durch den Zug der Sehne bewerkstelligt wird. Mag dem sein, wie ihm wolle, jedenfalls können um die Zeit, wo das von RANVIER verwertete Bild vorliegt, die Fibrillenbündel nicht erst frei in der Knorpelgrundsubstanz entstehen, welche dann doch nach TILLMANNS und VAN DER STRICHT schon ihre eigenen feinen Fibrillenbündel hat.

Im Jahre 1895 wurde noch von MERKEL eine Arbeit publiziert, in der er für eine selbständige Bildung der Fibrillenbündel in der Grundsubstanz eintrat, nach Untersuchung, großenteils mittelst feiner Schnitte, des Nabelstranges und der Fingersehnen bei menschlichen Embryonen. Im Gallertgewebe des Nabelstranges fand er an solchen Schnitten die Querschnitte der Fibrillenbündel mitten in der Gallertsubstanz, also getrennt von den Zellen. Ich habe auf diese Arbeit geantwortet[1]), mit Zugrundelegung der gleichen Objekte; im Gallertgewebe des menschlichen Nabelstranges und in dem der wachsenden Kiemenblättchen bei der Salamanderlarve finde ich die Fibrillenbündel zur Zeit, wo sie entstehen, stets in Zellausläufern oder dicht an ihnen gelagert. MERKEL muß an seinen Schnitten diese Ausläufer wohl übersehen haben, da er die Sache so darstellt, als ob die Fibrillenbündel frei in der gallertigen und ja so gut wie flüssigen Zwischensubstanz des Gewebes auftauchten. Ich habe, beiläufig gesagt, den Begriff und Namen „Gallertgewebe" stets für überflüssig gehalten, da es sich doch nur um ein, durch mucinhaltige Flüssigkeit ödematöses embryonales Bindegewebe handelt.

In der Arbeit von 1895 habe ich auch zu den Anschauungen v. EBNER's Stellung genommen (in der „Nachträglichen Bemerkung"), welcher aus Beobachtungen an den Chordascheiden bei niederen Fischen um jene Zeit den Schluß zog, daß die Fibrillenbündel derselben nachträglich selbständig wachsen. Ein solches Wachstum „durch Intussusception", wie man zu sagen pflegt, wird niemand leugnen können noch wollen, mir kam es stets nur auf die erste Anlage eines Fibrillenbündels an und die finde ich in einer Zelle, halte aber (mit HANSEN 1899, s. unten) die Intercellularsubstanz nicht für tot, und weiterer vitaler Umwandlung für fähig.

A. SPULER (1896) veröffentlichte eine an denselben oder ähnlichen Objekten, wie die MERKEL's, angestellte Untersuchung (Nabelstrang und Amnion von Säugetieren), deren Resultate im Gegensatz zu letzterem Forscher auch an diesen relativ kleinen Objekten, gleich den meinigen, für eine intercelluläre Fibrillenbildung sprechen.

Somit, nach allem, was durch die Arbeiten von BOLL, LWOFF, meine eigenen und die REINKE's und SPULER's direkt gezeigt wird, schließe ich mich der MAX SCHULTZE'schen Lehre von der cellulären Entstehung der Fibrillen vollständig an, aber unter der ausdrücklichen Hervorhebung, daß sie nahe der Oberfläche, im peripheren Teil der Zellen erfolgt. HANSEN[2]) vertritt in neuester Zeit die Auffassung, daß die produzierende Zelle zunächst einen Mantel von Substanzen an ihrer Peripherie bildet, Ektoplasma von ihm genannt, in welcher sich dann die Fibrillen, unter Umständen auch die elastischen Gebilde formen. Dieser Auffassung möchte ich beitreten. Es bestände danach die gesamte Intercellularsubstanz des Bindegewebes aus solchen vereinigten Ektoplasmen von Zellen, die fibrillär um-

1) S. Lit.-Verz. 1897, im Arch. Anat. und Phys., Anat. Abt., Taf. 5 und 6.
2) Lit.-Verz. 1899 und der folgende Vortrag. Besprochen unten.

gewandelt wurden und die, wie ich mit Hansen glaube, mitlebend fortbestehen unter dem vitalen Einfluß der produzierenden Zellen und zur Entwickelung neuer intercellulärer Formteile im stande bleiben.

Entwickelung der elastischen Fasern. Dieselbe war, wie oben gesagt, schon von Schwann (Lit.-Verz. 1839, p. 148 ff.) in Untersuchung genommen worden, an Zupfpräparaten der Aortenwand von Schweinsembryonen; er leitet ihre Bildung gleichfalls von embryonalen Bindegewebszellen ab. Man muß jedoch sagen, unbeschadet der Richtigkeit dieses Satzes, daß Schwann's Beschreibung und Abbildungen dafür nicht recht beweisend sind; sie thun nur dar, daß die jungen elastischen Fasern in enger Anlagerung an kernhaltige Zellen entstehen.

Weiter gelangten in dieser Frage die Forscher, die am Knorpel (Netzknorpel) zu arbeiten begannen. Nachdem Rabl-Rückhard (1863) den fötalen Ohrknorpel verschiedener Tiere auf die Entwickelung seiner elastischen Fasernetze untersucht und nichts hatte finden können, was für eine Abhängigkeit ihrer Entstehung von den Zellen zu sprechen schien, gewann O. Hertwig (1873) am gleichen Objekt, beim menschlichen Embryo, unter Zugrundelegung hinreichend früher Stadien (von 15 cm an) und feiner Querschnitte, das folgende Resultat: „Die

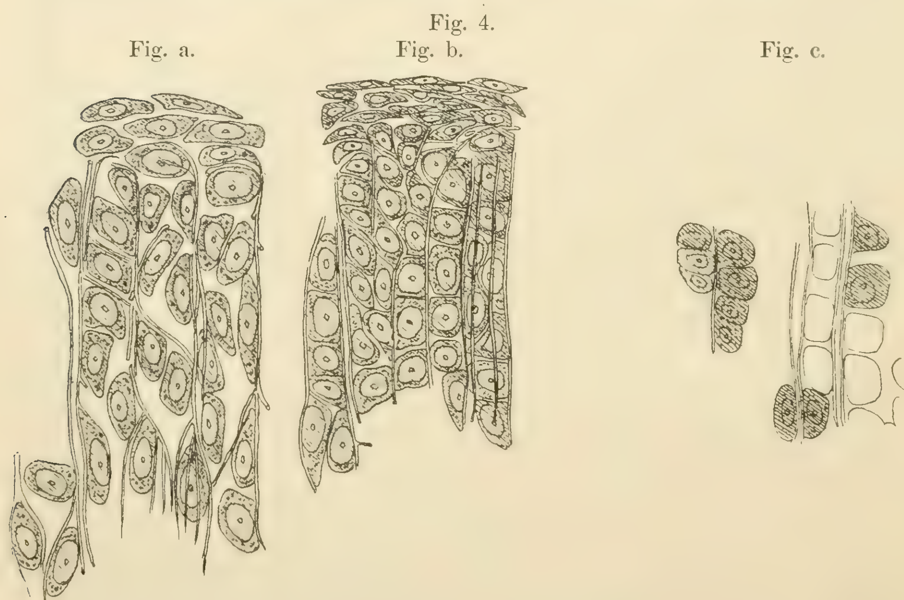


Fig. 4 a—c. Nach O. Hertwig, Fig. 2, 4, 5, Arch. mikr. Anat., Bd. 9, Taf. 7. Vergl. die folgende Beschreibung im Text.

elastischen Fasern entstehen im Netzknorpel unmittelbar nach dem ersten Auftreten einer Zwischensubstanz oder gleichzeitig mit ihr, und zwar immer unmittelbar auf der Oberfläche des Protoplasma. Die Zellen, welche die ersten elastischen Fasern bilden, liegen in Reihen senkrecht auf der Oberfläche des Knorpels, jede Reihe bildet lange, den Knorpel senkrecht durchsetzende Fasern, welche wie Reusen die Zellen umschließen (vergl. Fig. 4, hier).

Die Fasern sind von Anfang an, auch wenn sie noch von kaum meßbarer Feinheit sind, unlöslich in Kalilauge, daher gleich von ihrer ersten Bildung an echtes elastisches Gewebe. Die räumlichen Verhältnisse der Entstehung derselben stützen nicht die bisher verbreitete Ansicht, daß es sich dabei um eine Umwandlung zuerst gebildeter homogener Knorpelgrundsubstanz handle, sondern sprechen dafür, daß das Protoplasma der Zellen die elastische Substanz gleich als fertig bilde, als was wir sie auch später finden. Es ist dieselbe formative Thätigkeit des Protoplasma (M. SCHULTZE), der die elastische Substanz ihr Dasein verdankt, wie dieselbe im fibrillären Bindegewebe den Fibrillen den Ursprung giebt (vergl. BOLL, oben). Die weitere Entwickelung der einmal angelegten elastischen Fasern erfolgt nun durch Intussusception in die extraprotoplasmatische Substanz, wie dies für alle Membran- und Intercellularsubstanzen stattfindet. Dabei entstehen neue Fasern immer nur entweder im Anschluß an die alten, so namentlich die Netze, welche sich an die ersten glatten Fasern bald anschließen, immer nur durch Auswachsen der ersteren, nie durch freie Bildung elastischer Körnchen oder Fasern inmitten homogener Intercellularsubstanz; oder in der unmittelbaren Umgebung des Protoplasmas der persistierenden Zellen, welche fortfahren, ihre formative Thätigkeit in mannigfacher Weise zu äußern" (l. c. 1873, p. 97 ff.).

Den hierfür wohl überzeugenden Bildern O. HERTWIG's, Fig. 4 a—c, gegenüber scheinen die negativen Resultate RABL-RÜCKHARD's darauf zu beziehen, daß er sich an ältere Stadien gehalten hat, in denen schon dickere „Kapseln" der Knorpelzellen zur Ausbildung gelangt sind, wo dann eine unmittelbare Bildung von Fasern aus Protoplasma im obengedachten HERTWIG'schen Sinne nicht mehr stattfindet, soweit dies nicht in der Weise, welche der folgende Autor (DEUTSCHMANN) im Auge hatte, unter Mitwirkung der Knorpelzellenkapsel und in dieser gebildeter Elastinkörnchen, geschieht.

Eine Arbeit von DEUTSCHMANN, welche den Arytänoidknorpel des Rindes zum Gegenstand nahm (1873), schloß sich der Arbeit O. HERTWIG's an und kam im wesentlichen zu dem gleichen Resultat, indem sie die Bildung der Faserwerke von den Zellen ausgehen ließ; nur ließ DEUTSCHMANN dieselbe in der Knorpelkapsel, die er als modifizierte periphere Plasmaschicht der Zelle deutet, vor sich gehen, und zwar anfänglich in der Art, daß sich in der Kapsel feine Elastinkörnchen bilden und zu feinkörnigen Leisten — eben den jungen elastischen Fasern — zusammenordnen. RANVIER in seinem Traité d'Histologie (p. 411—412) sprach sich nach Untersuchungen am Arytänoidknorpel des Hundes, ähnlich DEUTSCHMANN (s. oben), dahin aus, daß die elastische Substanz zuerst in Form von feinen Körnchen in der Peripherie der Zellen angelegt werde (Fig. 146 l. c.), die dann leistenförmig zusammenflössen und die elastischen Fasern bildeten. SCHWALBE (1877) hat diese Anschauung dahin kritisiert, daß die RANVIER'schen Körner auch Kunstprodukte sein könnten, wie sie bei prolongierter Maceration in Chromsäure- und Osmiumsäurelösungen aus elastischen Fasern durch Zerfällung entstehen. Doch ist diese Kritik vielleicht zu hart, da ja auch DEUTSCHMANN, der diese Mittel nicht anwandte, die Körnchen gesehen hat. REINKE, einer der neuesten Autoren über die Genese elastischer Fasern (1894), scheint ebenfalls für eine primäre Ablagerung des Elastins in Form von Körnchen zu sein, obgleich er dies nicht direkt ausspricht, sondern nur auf das

Vorkommen reichlicher, wie die jungen elastischen Fasern tingierbarer Körnchen in den betreffenden Zellen hinweist, Körnchen, die auch ich (1897, Taf. 5, Fig. 2, 3, 4) in denselben gesehen habe.

Gegen eine erste Anlage des Elastins in körniger Form sprechen auch nicht die neueren, höchst interessanten Befunde, die man über die Entstehung elastischer Fasern im Netzknorpel gemacht hat (Leo Gerlach, A. Spuler), Befunde direkter Umwandelung ganzer Knorpelzellen in Elastinsubstanz.

Die erste derartige Beobachtung gehört Deutschmann (l. c.), welcher im Arytänoidknorpel des Rindes Zellen fand, derer ganze Substanz in eine diffus körnige oder feinfaserige Masse umgewandelt war, und deren Faserausläufer zum Teil mit denen anderer Zellen von gleicher Beschaffenheit anastomosierten. Deutschmann läßt, entsprechend seiner oben angeführten Anschauung, die körnigen Zustände den faserigen vorangehen und die von der Zellperipherie (Kapsel) ausstrahlenden Fasern aus anfänglich in dieser Kapsel — „in dem körnigen Kapselkontur", wie er sich ausdrückt — entstehenden Körnchen zusammengereiht werden. Leo Gerlach widmete solchen Zellen im Arytänoidknorpel des Rindes an Goldpräparaten eine genauere Untersuchung (1878). Er nennt die betreffenden Zellen „Faserkugeln":



Fig. 5. „Faserkugeln" nach L. Gerlach (1878).

solche können, unter Schwinden des Kernes, vollständig in elastische Substanz umgewandelt werden. Die Grundlage der letzteren tritt auf in Form kleiner, körniger, mit der Goldmethode sich grau färbender Scheibchen, die dem Zellprotoplasma außen sich anlagern, von welchen Scheibchen schon bei ihrer ersten Anlage strahlenartig abgehende Fasern gebildet werden können oder später gebildet werden. Diese Scheibchenanlagen vergrößern sich und fließen um die Zelle her zusammen, indem sie auf Kosten von deren Substanz anwachsen. „So viel", sagt Gerlach (p. 109 l. c.) „ist sicher, daß aus der Körnelung elastische Fasern hervorgehen, da man letztere bald in derselben verlaufen, bald aus ihr hervortreten sieht." Also auch nach ihm handelt es sich als erste Anlage der Fasern um die Bildung von Elastinkörnern im Protoplasma, die sich zu Fasern vereinigen, wobei dann allmählich das Plasma der Zelle aufgebraucht wird. A. Spuler (1895), welcher am Arytänoidknorpel des Rindes an feinen Schnitten (3—10 μ) mittelst

Campeche-, Alaun-, Safranin- und Orceinfärbung untersuchte, gelangte zu Ergebnissen, die im wesentlichen bestätigend für die GERLACHschen sind: er fand, daß die elastischen Elemente „von den Zellen selbst gebildet werden, daß aber die Bildung nicht von dem eigentlichen Zellleib auszugehen braucht, sondern daß auch diskontinuierlich, an entfernteren Stellen des Netzwerks in der Grundsubstanz der Bildungsprozeß statthaben kann" (p. 12–13 l. c.). Denn für die Existenz der von GERLACH gefundenen, mit den Zellen in Zusammenhang befindlichen elastischen Netzwerke tritt auch SPULER entschieden ein. Unter Zugrundelegung der HANSEN'schen Anschauungen (s. alsbald unten) ergiebt sich für dieses Verhalten, für die anscheinende Bildung von elastischen Fasern in der Grundsubstanz entfernt von Zellkörpern, ein volles Verständnis.

Der neueste Autor über die Entwickelung der Stützsubstanzen ist FR. C. C. HANSEN [1]). Er hat das große Verdienst, der definitive Begründer [2]) einer Betrachtungsweise zu sein, welche geeignet ist, den Streit zwischen den Anhängern cellulärer und intercellulärer Fibrillenbildung zur Versöhnung zu bringen, so weit, wie dies nach dem Obigen überhaupt noch erforderlich erscheint. Diese Anschauung — die im Obigen schon mehrfach Erwähnung gefunden hat und der ich mich, wie dort gesagt, anschließen möchte — geht dahin, daß die embryonale Bindesubstanzzelle zunächst an ihrer Peripherie eine mantelförmige Anlagerung bildet, Ektoplasma von HANSEN genannt, welche durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet ist, und in welcher sowohl Fibrillenbündel als elastische Fasern entstehen können [3]). Da sich dieses Vermögen der Ektoplasmen, faserig geformte Intercellularsubstanzen zu bilden, relativ lange erhalten kann, so lassen sich solche Fälle, in welchen man solche anscheinend frei in der Grundsubstanz entstehen sieht, wie z. B. im Knorpel, ausreichend erklären. Es ist, um es in andere Worte zu fassen, die Intercellularsubstanz der Stützsubstanzen ein zusammenhängendes Verschmelzungsprodukt der von den Bildungszellen geschaffenen Ektoplasmen, welches zu vitalen Prozessen, wie zur Faserbildung, noch relativ lange befähigt bleibt.

---

1) 1898, 1899 und (zusammenfassendes Werk) 1900. Größtenteils nach den dem letzteren vorangehenden Arbeiten (1898, 1899) referiert. Die zusammenfassende Arbeit enthält (im ersten Abschnitt) eine reichhaltige Besprechung der physiologischen Chemie der Grundsubstanzen des Knorpels und der übrigen Bindesubstanzen, besonders mit Hinsicht auf die Forschungen MÖRNER's, HAMMAR's, EWALD's u. a.

2) Daß eigentlich bereits SPULER (1895) die Idee begründet hat, daß die Produktion von Fibrillen nicht bloß von den Zellen selbst, sondern vermittelst von ihnen produzierter „Außenzonen" in der Grundsubstanz besorgt werden könne, ist wenige Seiten weiter unten besprochen.

3) 1899, Anatom. Anzeiger, Bd. 16, p. 419: „Das Ektoplasma bildet nun auch Bindegewebsfibrillen, und eine Weile findet man gleichzeitig das Endo- und Ektoplasma an deren Bildung beteiligt, aber relativ schnell wird diese Funktion, die Bildung von collagenen Fasern, von der peripheren Schicht, dem Ektoplasma, allein übernommen, dagegen man an einigen Zellen bisweilen noch an späteren Stadien noch eine oder mehrere echte elastische Fasern von Endoplasma-Ausläufern entspringen sieht". Diese Stelle bezieht sich auf den Knorpel der Intervertebralscheiben, an welchem HANSEN vorzüglich gearbeitet hat. HANSEN erkennt also ausdrücklich an, daß sowohl zu Anfang das Endoplasma allein im stande ist, Fibrillen zu bilden, als später und auf längere Dauer das aus jenem entstandene Ektoplasma; was mit meinen Angaben stimmt, nach welchen die erste Bildung von Fibrillen in den Zellenleib selbst (i. e. Endoplasma) zu verlegen ist.

In diesem Sinne habe ich den Ideen Hansen's beitreten können. Denn ich habe erstens stets betont, daß die erste, früheste Bildung von Fibrillen auftritt in der peripheren Schicht (nicht gerade „auf der Oberfläche“ der Bindegewebszellen, wie es Lwoff wollte), was also mit Hansen's Ektoplasmabildung ziemlich übereinkommt. Ich habe aber ferner stets daran festgehalten, daß die Intercellularmasse der Stützsubstanz ein mitlebender, dem Einfluß des Stoffwechsels der Zellen dauernd unterworfener Teil des Gewebes ist, dessen bleibende Befähigung zur Produktion neuer, faseriger Strukturen des-

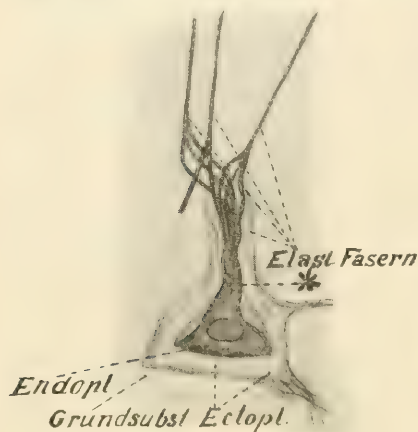


Fig. 6.

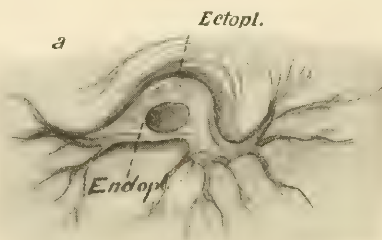


Fig. 7.

Fig. 6 und Fig. 7. Nach Hansen, Anat. Anzeiger, 1899.

halb nicht ausgeschlossen ist. Dies namentlich gegenüber den Aussagen Weigert's (1896), in welchen die Intercellularsubstanzen für tot erklärt werden, weil sie „keine Eiweißkörper mehr seien, was sie doch als lebende Substanzen sein müßten, sondern aus einem viel weniger labilen Material, als diese, beständen“. Ich sehe nicht ein, warum ein Ding, um zu leben, d. h. um einen Stoffwechsel zu haben, notwendig ein Eiweißkörper sein muß, und citiere hier das, was ich, noch vor der Mitteilung von Hansen's Ergebnissen und Anschauungen, gegenüber Weigert's angeführter Stelle geäußert habe (1897): „Weigert giebt (als Grund für seine Meinung) an, daß die Intercellularsubstanzen Albuminoide und keine Eiweißkörper mehr seien, was sie doch als lebende Substanzen sein müßten; sie beständen aus einem viel weniger labilen Material als diese. In diesem Schluß kann ich meinem hochverehrten Kollegen nicht folgen. Ich sehe nicht ein, warum der Begriff des Lebens notwendig nur an die Marke „Eiweißkörper“ geknüpft sein muß; ich gebe vollkommen zu, daß die lebendigen Stoffwechselvorgänge, wenn sie auch in den Intercellularsubstanzen spielen, hier viel träger sein werden als in den Zellen, daß sie aber in den ersteren ganz fehlen sollten, daran habe ich nie gedacht und möchte einen Beweis dafür doch erst abwarten. Weigert scheint einen solchen darin sehen zu wollen, daß die feinen Formteile der Intercellularsubstanzen (also Fibrillen und elastische Fasern) sich post mortem lange in der Form erhalten, die Eiweißkörper nicht. Das kommt aber ganz auf die Behandlung an. Ein Stück Leder würde sich auch nicht so erhalten, wenn es nicht gegerbt wäre. In einer Mumie sind die aus Eiweißkörpern bestehenden Teile ja auch sehr

dauernd erhalten, und in einem gut fixierten mikroskopischen Präparat sind die Zellen auf die Dauer ebenso schön konserviert, wie die Fibrillen im Leder. Ich werde natürlich wegen dieser Konservierung die Fibrillen in einer Schuhsohle so wenig für lebendig halten, als ich WEIGERT zumuten möchte, daß er einen Rückenmarksschnitt für lebendig hält. Beide Dinge beweisen eben nur, daß wir Körperbestandteile in totem Zustand gut und lange zu erhalten vermögen, sie beweisen aber nichts dagegen, daß diese in beiden Fällen einst gelebt haben können."

Ein Objekt, welches HANSEN seinen Untersuchungen besonders zu Grunde legte, sind die Knorpel der Intervertebralscheiben (an Kalbsföten von 40—70 cm Länge), in ihren tieferen weicheren Partien; ich habe einige seiner Bilder von Knorpelzellen (Fig. 6 und Fig. 7) hier wiedergegeben, welche das Endo- und Ektoplasma derselben und ihre fibrilläre bezw. elastische Umwandlung zeigen. HANSEN's Figuren im Anatomischen Anzeiger 1899 (Fig. 5—13) thun dar, wie der ganze Zellenleib i. e. das Endoplasma in die Bildung kurzer, starrer Fibrillen aufgehen kann, und wie im elastischen Netzknorpel (Arytänoidknorpel, Fig. 13), im Zusammenhang mit ehemaligen Ektoplasmen, in der Grundsubstanz eingestreute sternförmige Bildungen verbleiben „fibrillogene Sterne", HANSEN), welche dann gleichzeitig Bindegewebsfibrillen und elastische Fasern aus sich entwickeln können.

„Die Verhältnisse, welche ich beschrieben habe", sagt HANSEN, „zeigen, wie mir scheint, unzweifelhaft, daß die Grundsubstanzen ebenso gut wie die Zellen als ‚lebendig' betrachtet werden müssen, d. h. daß sie, innerhalb gewisser Grenzen von den Zellen unabhängig, ‚formative Thätigkeit' entfalten können." Aber ich muß dies doch immer dahin verstehen, daß die Grundsubstanzen, die solches thun, wie in specie die eben erwähnten sternförmigen Bildungen, doch ihren Ausgang genommen haben oder haben können von ehemaligen Ektoplasmen von Zellen, die ihrerseits von deren Endoplasmen aus gebildet sind; so daß ich in HANSEN's Arbeiten, trotz der eben citierten Stelle, bis jetzt keinerlei Widerspruch mit der Theorie MAX SCHULTZE's zu finden im stande bin.

HANSEN selbst erkennt dies an, indem er (l. c. p. 421) äußert: „Die Verhältnisse, welche ich hier an einem und demselben Gewebe und Ort (den Intervertebralscheiben) gefunden habe, stehen ja einerseits in der schönsten Uebereinstimmung mit der intracellulären Genese der Bindegewebsfibrillen, wie sie zuerst einwandsfrei von FLEMMING (1901) nachgewiesen wurde[1]), andererseits schlagen sie . . . . . eine Brücke zu der extracellulären Entwickelung der Bindesubstanzen (i. e. ihrer Fibrillen), wie sie beispielsweise v. EBNER an der Chordascheide von Ammocoetes u. a. konstatiert hat."

Es sei noch auf die Bemerkungen verwiesen, welche SPULER in neuester Zeit (1899) an die Mitteilung von HANSEN's Resultaten geknüpft hat (1899, Beitrag zur Histiogenese des Mesenchyms, p. 13 ff.). Sie beziehen sich auf SPULER's eigene Untersuchungen am Knorpel (1895) und Knochen. Nach ihnen sind bei ersterem die Zustände, bevor der Organismus Fibrillen bildet, von denen zu unterscheiden,

---

1) Ich möchte lieber sagen: v. BOLL (1872), denn meine Arbeit von 1891 war diesem gegenüber nur eine Nachuntersuchung an einem neuen, besonders dankbaren Objekte zu nennen.

die sich von dieser Zeit an finden. In ersteren bilden die Zellen „Außenzonen" von Grundsubstanz, ganz entsprechend dem Hansen'schen, „Ektoplasma", welche sich nachher von deu Zellen ablösen und „selbständiger formativer Prozesse fähig zu denken sind" (am cit. Orte 1899). Spuler hat sonach schon vor Hansen die Idee vertreten, daß auf diesem Wege die Formung von Fibrillen auch noch in schon gebildeter Grundsubstanz stattfinden kann. Im Stadium der Fibrillenbildung erfolgt dann auch die, sicher von den Zellen ausgehende Abscheidung der Kittsubstanz zwischen die Fibrillen; durch sie werden letztere verdeckt und sind dann nur schwer sichtbar zu machen.

Die Ermittelungen Spuler's über die Ablagerung der Kalkkörnchen in die Kittsubstanz am jungen Knochen sind unten bei „Bemerkungen zur Histogenese der Knochengrundsubstanz" besprochen.

Die Methode, welcher Hansen (neben Methylenblautinktionen) die erwähnten Resultate verdankt, ist eine von ihm selbst erfundene (1898 an den beiden citierten Orten) Schnittfärbung, die er besonders am Knorpel der Intervertebralscheiben (Rind) anwandte. Es wird eine wässerige Stammlösung von 100 g kalt gesättigter Pikrinsäure mit Zusatz von 5 ccm einer 2-proz. wässerigen Säurefuchsinlösung bereitet. Verweilen der Schnitte in dieser mit Essigsäure ($^1/_3$ Tropfen auf 3 ccm) angesäuerten Farbflotte auf 1—2 Min. ist gewöhnlich ausreichend. Der Schnitt wird dann auf dem Spatel mit destilliertem Wasser, unter Zusatz von etwas Farbflüssigkeit, geprüft, mit Alkohol comm. und absolutus entwässert und in Xylol-Canadabalsam eingeschlossen. Der erwähnte Essigsäurezusatz darf nur der angegebene minimale sein. Die Resultate sind: Bindegewebe (d. h. collagene Intercellularsubstanz) leuchtend rot, alle anderen Bestandteile (auch das „Elastin") gelb. — Daneben wurde besonders basische Methylenblaufärbung der Chondromucoide (Mörner) benutzt.

Bemerkung zur Histogenese der Knochengrundsubstanz. Beim peri- wie beim endochondralen Knochenwachstum ist es eine und dieselbe Sorte von Zellen der Stützsubstanz, welche die erste Bildung von collagenen Bindegewebsfibrillen[1]) im Knochen, und zugleich die Durchsetzung von deren Kittsubstanz mit Kalksalzen in feinster Körnchenform vermittelt. Diese Zellen sind bekanntlich von Gegenbaur[2]) entdeckt und als „Osteoblasten" bezeichnet worden. Sie sammeln sich (wie notwendig anzunehmen ist, unter andauernder Vermehrung durch Teilung) in epithelartiger Schicht in einer innersten (dritten) Lage des Perichondriums (oder späteren Periosts) an, und sie dringen beim endochondralen Knochenwachstum, die in den Knorpel wachsenden Blutgefäße begleitend, in die primären Markräume vor. Für die Anwesenheit von Osteoblasten wird also überall gesorgt, wo Knochengrundsubstanz gebildet werden soll, und wir können diese Zellen für homolog den fibrillenbildenden des Bindegewebes halten, abgesehen davon, daß sie außerdem auch noch die Ablagerung der Kalksalze in die Kittsubstanz[3]) der Fibrillen, in noch nicht näher bekannter Weise, besorgen.

---

1) Ich setze als bekannt voraus, daß nach v. Ebner's Entdeckung (1876) die Grundsubstanz des Knochens aus leimgebenden Fibrillenbündeln aufgebaut ist.

2) Zeitschr. rat. Med., 3. R. Bd. 18, p. 61.

3) Nach v. Ebner (1887) ist anzunehmen, daß die feinen Kalkkörnchen des Knochens nicht in den Fibrillen, sondern in deren Kittsubstanz gelegen sind.

Es sind relativ kleine, dunkel und sehr feinfaserig aussehende, nach Chrom- oder Pikrinsäurefixierung stark mit Karmin färbbare Zellen, die an ihrer Peripherie eine aus Knochenfibrillen und verkalkter Kittsubstanz bestehende Schale ausscheiden oder, wohl besser, aus ihrer Substanz formen und dabei selbst fest in diese junge Knochenschale eingeschlossen werden, indem gegenseitige, die benachbarten Zellen verbindende Ausläufer darin offen bleiben, die Ausläufer der persistierenden Knochenzellen.

Daß dies das Wesen des Vorganges ist, können wir nur schließen; ihn direkt zu beobachten, ist bis jetzt nicht wohl möglich.

Doch drängen die neuesten Beobachtungen Spuler's (99, p. 16) am jungen Knochen zu der Annahme hin, daß zunächst die fibrilläre Grundsubstanz gebildet wird — indem dabei das Collagen, wie die Färbungen mit Rubin S zeigen, im Zellleib selbst gebildet resp. vorgebildet wird — und dann, zweitens, die Zwischenlagerung einer kalkhaltigen Kittsubstanz stattfindet. Nach Vergleich von Hämotoxylin-, Eosin- und Karminfärbungen hält Spuler sich zu der Annahme berechtigt, „daß die bei ersterem Verfahren sich schwarz färbenden Massen den organischen Rest darstellen, mit dem die bei der Entkalkung entfernten anorganischen Salze verbunden waren“. „Es liegt also bei wachsenden Knochenbälkchen eine unverkalkte Schicht um die schon verkalkte herum.“ „Häufig begegnet man Bildern, bei denen sich jene schwarzen Körnchen an den feinen Protoplasmafortsätzen der Osteoblasten befinden. Sie werden offenbar so an die Stelle transportiert, wo sie abgelagert werden“ (Spuler, l. c.).

Für den äußerlichen, gröberen Habitus des späteren und postfötalen, peri- und endochondralen Knochenwachstums, sowie für die Kontroverse, ob ein interstitielles, oder lediglich endochondrales und appositionelles Wachstum existiert, erlaube ich mir, auf die Hand- und Lehrbücher der Histologie zu verweisen (Ausgangspunkt: Rollett's Zusammenfassung in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben).

Nomenklatorischer Anhang.

Zur Frage nach der zweckmäßigsten Benennungsweise der Stützsubstanzgewebe und ihrer Intercellularmassen ist in neuester Zeit eine wichtige Meinungsäußerung von Waldeyer (1900), unter dem Titel: „Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel“ hervorgetreten, welche, wie mir scheint, an diesem Orte nicht unerwähnt bleiben darf. Waldeyer findet mit Recht, daß in der neueren Litteratur die Namen „manchmal wahllos und ziellos zur Verwendung kommen“, und schlägt zur Abstellung dessen die folgende Benennungsweise vor, die, was auch dagegen eingewendet werden mag (s. z. B. den neuen Aufsatz Schaffer's „Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz“, 1901) jedenfalls den großen Vorteil der Einheitlichkeit bieten würde. Die Anschauungen Waldeyer's sind niedergelegt in dem „Cinquantenaire de la Société de Biologie, Vol. jubilaire publié par la Société. Paris 1899, Masson et Co. p. 531 ff. und in Arch. mikr. Anat. Bd. 57, 1800, p. 1. Der Verfasser empfiehlt, den Namen „Kittsubstanz“ ganz aus der Nomenklatur zu streichen. Es könne nur zu Verwirrungen führen, wenn man beim Knochen- und Knorpelgewebe von einer „Grundsubstanz“ oder „Intercellularsubstanz“ spreche, beim faserigen Binde-

gewebe aber von einer „interfibrillären Kittsubstanz“. Was hier die Fibrillen zusammenhalte, sei histologisch und genetisch dieselbe Grundsubstanz wie beim Knochen oder Knorpel, nur nach der Konsistenz und nach einzelnen chemischen Eigenschaften verschieden. Waldeyer schlägt die folgende Nomenklatur vor: „Die ganze hierhergehörige Gewebsgruppe heiße: „Grundsubstanzgewebe“ von demjenigen ihrer Bestandteile, welcher sie den anderen Grundgeweben des Körpers, dem Epithel-, Muskel- und Nervengewebe gegenüber charakterisiert. Zu diesen Grundsubstanzgeweben gehören nun das Bindegewebe, elastische Gewebe, Schleimgewebe, Knorpelgewebe, Knochengewebe, Zahnbeingewebe, das Pigmentbindegewebe, Fettgewebe und das lymphoide Gewebe. Sie alle führen in mehr oder minderer Masse eine structurlose Grundsubstanz; darunter möge die basophile amorphe „Zwischensubstanz“ („Kittsubstanz“) Tillmanns, Hansen) verstanden werden. Ferner führen sie meist Fibrillen von besonderer Feinheit und mehr starrem Verlaufe, die keine Bündel bilden und am frischen Präparat fast stets unsichtbar, d. h. in der Grundsubstanz „maskiert“ sind (wegen der gleichen Lichtbrechung mit dieser); diese Fibrillen nenne ich „Grundfibrillen“. Da es nun erwünscht ist, Grundfibrillen und Grundsubstanz, welche an frischen oder auch an erhärteten Präparaten eine nicht weiter auflösbare Einheit bilden, mit einer besonderen Benennung zu versehen, so möge dieser Komplex, den manche als „Grundsubstanz“ bezeichnen, mit dem alten Namen „Intercellularsubstanz“ belegt werden. Damit wird zugleich angezeigt, daß Zellen dieser Substanz eingelagert sind.

Die „Zellen“, welche nun den dritten Bestandteil der Grundsubstanzgewebe darstellen, sollen in allgemeiner Bezeichnung den Namen „Grundsubstanzzellen“ führen. Sie unterscheiden sich in die vielerlei Arten der fixen und beweglichen Grundsubstanzzellen. Als vierter Bestandteil wären dann diejenigen „Fasern“ zu nennen, die am frischen Präparat nicht „maskiert“ sind, also die collagenen und elastischen Fasern. Diese „sichtbaren“ Fasern schlägt Waldeyer vor „Intercellularfasern“ zu nennen, da sie in der Intercellularsubstanz liegen. Kurz zusammengefaßt, wären also die Bestandteile der Grundsubstanzgewebe: 1) die Zellen (Grundsubstanzzellen), 2) die Intercellularsubstanz, 3) die Intercellularfasern. Die Intercellularsubstanz bestände wiederum aus der Grundsubstanz und den Grundfibrillen.“ (Citiert aus der Publikation Waldeyer's von 1900, Litt.-Verz. p. 7 und 8).

Litteratur.

Baur. *Die Entwickelung der Bindesubstanz. Tübingen* ***1858.***

Boll, Fr. *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Gewebe. Arch. mikr. Anat. Bd. VIII. Zweite Abteilung: Die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Taf. II. p. 28.* ***1872.***

Breslauer. *Ueber die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Arch. mikr. Anat. Bd. V. p. 513.* ***1869.***

Bruck. *Ueber Bindegewebe. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. III, p. 151.* ***1854.***

— Die Diagnose der bösartigen Geschwülste. Mainz ***1847.***

Deutschmann. *Reichert und du Bois Reymond's Arch. p. 732.* ***1885.***

Donders. *Zeitschr. wiss. Zool. Bd. III. p. 348.* ***1853.***

Drummond. *Researches on the mode of development of the tissues in the mammalian body. Monthly Journ. Oct.* ***1853.*** *(S. Henle's Jahresber. 1853. p. 28.).*

v. Ebner. *Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz. Wien. Sitz.-Ber. M.-n. Kl. Bd. LXXII. Abt. 3.* **1876.**
— *Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXII.* **1896.**
— *Sind die Fibrillen der Knochensubstanz verkalkt oder nicht? Arch. mikr. Anat. Bd. XXIX.* **1887.**
Ercolani. *Osservazioni sulla struttura normale e sulle alterazioni patologiche del tessuto fibroso. Memorie della Accad. delle Scienze di Bologna. Ser. 2. T. V. p. 257.* **1865.**
Ewald, A. *Zur Histologie und Histochemie der elastischen Fasern und des Bindegewebes. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXVI. p. 2.* **1889.**
Flemming, W. *Zur Entwickelungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Intern. Beiträge zur wissensch. Med. Festschrift für Rudolf Virchow. Bd. I. Taf. IX.* **1891.**
— *Ueber die Entwickelung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. Anat. und Phys. Anat. Abt.* **1897.** *p. 171. Taf. V u. VI.*
— *Morphologie der Zelle, in Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet. Kap. VIII. p. 263—264.* **1897.**
Gerlach, J. *(sen.). Handbuch der allgem. u. spec. Gewebelehre des menschl. Körpers. p. 120. Mainz* **1848.**
— **Leo** *(jun.). Ueber die Anlage und die Entwickelung des elastischen Gewebes. Morph. Jahrb. Bd. IV. p. 87. Supplem.* **1878.**
Hammar, J. Aug. *Ueber den feineren Bau der Gelenke. I. Die Gelenkmembran. II. Der Gelenkknorpel. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIII.* **1894.**
Hansen, Fr. C. C. *En paalidelig Methode til Farvning af Bindevaevdl. Hospitaltidende (Kjöbenhavn).* **1898.**
— *Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**
— *Anat. Anz. Bd. XVI. p. 417.* **1899.** *Auch: Verhandl. der Anat. Gesellsch. Kiel (12.) und Tübingen (13. Versammlung).*
— *Om Udviklingen af Grundsubstanser i Bindevaevsgruppen. Foredrag Biologisk Selskab Kjöbenhavn, 9. Febr.* **1899.**
— *Undersögelser over Bindevaevsgruppen. 1. Del. Den hyaline Bruskgrundsubstans. Kjöbenhavn, Wilhelm Priors's Hofboghandel,* **1890.** *Doctordissertation. Zusammenfassendes Werk.*
Henle, J. *Allgem. Anat. p. 197 u. 379.* **1841.**
Hertwig, O. *Ueber die Entwickelung und den Bau des elastischen Gewebes im Netzknorpel. Arch. mikr. Anat. Bd. IX. p. 80.* **1873.**
— *Ebenda. Bd. XI. Supplement.*
v. Hessling. *Illustr. med. Zeit.* **1852** *(s. Henle's Jahresber.* **1852** *u.* **1854***).*
Kilian. *Die Struktur des Uterus bei Tieren. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. VIII.* **1849.**
von Koelliker. *Ueber die Entwickelung der sogen. Kernfasern etc. Verhandl. der Phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. III, p. 1.* **1852***; Mikrosk. Anat.* **1850.**
Kollmann, J. *Strukturlose Membranen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Sitz.-Ber. der K. bayer. Akad. d. Wiss. Heft 2. p. 163.* **1876.**
— *Häutchenzellen und Myxom. Virch. Arch. Bd. LXVIII. p. 575.*
Kusnetzoff. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Cutis. Sitz.-Ber. der Wien. Akad. Bd. XVI.* **1867.**
Landois. *Untersuchungen über Bindesubstanz und Verknöcherung derselben. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XVI. p. 1.* **1866.**
Lwoff. *Ueber die Entwickelung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitz.-Ber. der Wien. Akad. d. Wiss. M.-n. Kl. Bd. XCVIII. Abt. 3. p. 184.*
Merkel, F. *Zur Histogenese des Bindegewebes. Verhandl. der Anat. Gesellsch. Basel p. 41.* **1895.**
Obersteiner. *Ueber Entwickelung und Wachstum der Sehne. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. Bd. VI.* **1867.**
Ordonnez. *Étude sur le développement du tissu fibrillaire (dit conjonctif) et fibreux. Journ. de l'Anat. p. 471.* **1866.**
Rabl-Rückhardt *in: Reichert und du Bois-Reymond's Arch.* **1863.** *p. 41.*
Ranvier, L. *Développement du tissu conjonctif in: Traité technique d'histologie.* **1875.** *p. 402 ff.*
Reichert. *Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung und vergleichende Beobachtungen über Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat* **1845.**
Reinke. F. *Zellstudien. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIII. p. 381 ff.* **1894.**
Remak. *Ueber die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels. Müller's Arch. p. 47.* **1852.**
Ritter. *Zur histologischen Entwickelungsgeschichte des Auges. Arch. f. Ophthalm. Bd. X. p. 61.* **1864.**
Rollett, A. *Entwickelung des Bindegewebes, in: Stricker's Handb. Bd. I. p. 61 ff.* **1871.**

Schaffer, J. *Der feinere Bau und die Entwickelung des Schwanzflossenknorpels von Petromyzon und Ammocoetes. Vorl. Mitt. Anat. Anz. Bd. XIX, No. 1. p. 20.* **1901.**
— *Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. Ebenda No. 3 u. 4. p. 95.*
Schwalbe. *Beiträge zur Kenntnis des elastischen Gewebes. Zeitschr. für Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. II. p. 236.* **1877.**
Schwann, Th. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin* **1839.**
Sick. *Zur Entwickelungsgeschichte von Krebs, Eiter und Sarkom. Virch. Arch. Bd. XXXI. p. 312.* **1864.**
Spuler, A. *Ueber Bau und Entstehung des elastischen Knorpels. Sitz.-Ber. der Phys.-med. Societät zu Erlangen. Heft 27.* **1895.**
— *Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanz. Anat. Hefte. Abt. 1. Heft 21. Bd. VII. p. 117.* **1896.**
— *Verhandl. der anatom. Gesellsch. Tübingen. p. 13—16.* **1899.**
van der Stricht, Omer. *Recherches sur le cartilage hyalin. Travail du laboratoire d'histologie normale de l'Université de Gand. T. VII.* **1886.**
Tillmanns. *Beitr. zur Histologie der Gelenke. Arch. mikr. Anat. Bd. X. p. 401.* **1874.**
— *Ueber die fibrilläre Struktur des Hyalinknorpels. Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. p. 9. Taf. II.* **1877.**
Valentin. *In R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Art. Gewebe. Bd. I. p. 670.* **1842.**
Virchow. *Ueber die Identität von Knochen-, Knorpel- und Bindegewebskörperchen, sowie über Schleimgewebe. Verhandl. der Würzburger Phys.-med. Gesellsch. Bd. II. p. 150.* **1852**; *ebenda p. 314.*
Waldeyer, W. *Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel. Arch. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LVII.* **1900.**
Weigert, C. *Neue Fragestellungen zur pathologischen Anatomie. Dtsch. med. Wochenschr. No. 40.* **1896.**
Young. *Zur Anatomie der ödematösen Haut. Wiener Sitz.-Ber. Bd. LVII.* **1868.**

Viertes Kapitel.

Die Entwickelung des Blutgefässsystems

[des Herzens nebst Herzbeutel und Zwerchfell, der Blut- und Lymphgefässe, der Lymphdrüsen und der Milz in der Reihe der Wirbeltiere].

Von

Professor **Hochstetter.**

Das Herz.

In einem vorhergehenden Kapitel wurde gezeigt, wie sich bei den verschiedenen Wirbeltieren die Anlage des Herzens bildet und wie schließlich bei allen ein Zustand resultiert, in welchem das Herz einen einfachen Schlauch darstellt, der an seinem caudalen Ende die beiden Dotterdarmvenen aufnimmt und da gewissermaßen in zwei Zipfel auszulaufen scheint, während sein craniales Ende in ein kurzes Rohr, den Truncus arteriosus, der seinerseits wieder in die beiden ersten Aortenbogen zerfällt, übergeht. — Aufgabe dieses Kapitels wird es nun sein, die Umgestaltungen zu schildern, welchen dieser Herzschlauch während der weiteren Entwickelung bei den verschiedenen Wirbeltierformen unterworfen ist, und wie sich aus ihm das gekammerte Herz entwickelt.

Fische.

Selachier.

Bei den Embryonen der Selachier durchzieht der cranialwärts leicht konisch sich verjüngende, anfänglich genau in der Mittelebene und ventral vom Darme gelagerte Herzschlauch den cranialsten Abschnitt der Leibeshöhle. — Seine Wand besteht aus den beiden für den Herzschlauch der Embryonen sämtlicher Wirbeltiere charakteristischen Schichten, dem Endothelrohre und der mesodermalen Herzwand, welch letztere, noch aus einer einfachen Lage von Zellen gebildet, durch das Mesocardium posterius, mit der mesodermalen Darmwand in Verbindung steht (Fig. 8). Zwischen beiden Wandschichten aber besteht ein breiter mit Flüssigkeit erfüllter Zwischenraum.

Entwickelung der äußeren Form des Herzens. Indem der Herzschlauch rascher in die Länge wächst als der ihn beherbergende Abschnitt der Leibeshöhle, die Pericardialhöhle, beginnt er sich in eigenartiger Weise zu krümmen, ein Vorgang, der das Zugrundegehen des Mesocardium posterius zur Folge hat. — Gleichzeitig treten infolge ungleichmäßigen Wachstumes seiner Wand Einschnürungen und Ausbuchtungen an derselben auf, die uns nunmehr am Herzschlauch verschiedene Unterabteilungen unterscheiden lassen. Das caudale, die Dotterdarmvenen und später auch die Ductus Cuvieri aufnehmende Ende des Herzens, der Sinus venosus, ist durch eine leichte Einschnürung (Fig. 9a) von dem nächsten, stärker ausgeweiteten Teile des Schlauches, der Vorkammer gesondert. — Die Vorkammer selbst wieder, die wie der Sinus venosus in ihrer ursprünglichen Lage ventral vom Darme verharrt, geht mittelst eines verengten, unter rechtem Winkel in sagittaler Richtung ventralwärts von ihr abbiegenden, ganz kurzen Schlauchabschnittes, des sogenannten Canalis auricularis, in die Kammerabteilung über, die ihrerseits neuerlich in transversaler Richtung nach rechts abbiegt (Fig. 9b) um schließlich, spitzwinkelig abknickend, cranialwärts in das Endstück des Herzschlauches, den sogenannten Bulbus cordis, überzugehen. — Dieser letztere läßt sich jedoch äußerlich nicht scharf von der Kammerabteilung sondern.

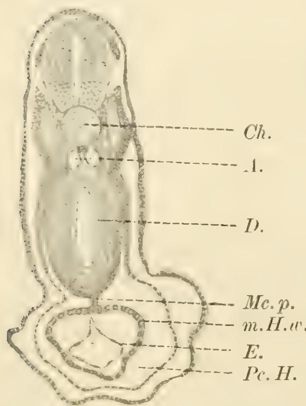


Fig. 8.

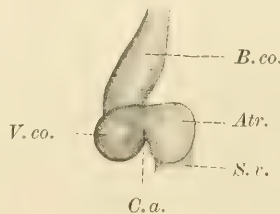


Fig. 9a.

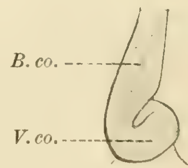


Fig. 9b.

Fig. 8. Querschnitt durch die Herzgegend eines Embryo von Acanthias vulgaris von 5 mm Länge. *A.* Aorten. *Ch.* Chorda. *D.* Darm. *E.* Endothelrohr. *Mc.p.* Mesocardium posterius. *m.H.W.* mesodermale Herzwand. *Pc.H.* Pericardialhöhle.

Fig. 9a. Linke Seitenansicht des Herzens eines Embryo von Acanthias vulgaris von 9,2 mm Länge. — Fig. 9b. Ventralansicht des Herzens desselben Embryo. *B.co.* Bulbus cordis. *Atr.* Vorkammer. *V.co.* Kammer. *C.a.* Canalis auricularis. *S.v.* Sinus venosus.

Indem nun der Sinus venosus und die Vorkammer, welch letztere sich immer stärker ausdehnt, wodurch die Einschnürung zwischen ihr und dem Sinus immer schärfer hervortritt, in ihrer Lage zum Darme verharren, während die Kammerabteilung und besonders der Bulbus cordis immer stärker in die Länge wachsen und sich ausdehnen, verschiebt sich die Kammer immer weiter in caudaler Richtung, bis sie schließlich größtenteils ventral vor den Sinus venosus zu liegen kommt, während die Vorkammer in immer nähere nachbarliche Beziehung zum Bulbus cordis tritt (Fig. 10). — Schließlich nimmt dann das ganze Herz, indem sich die Vorkammer immer mehr nach beiden

Seiten hin, ganz besonders aber auch cranialwärts ausdehnt, die Form an, die zum definitiven Zustande hinüberführt (Fig. 11).

Ausgestaltung des Herzinnern. In dem Verhalten zwischen Endothelrohr und mesodermaler Herzwand haben sich inzwischen ebenfalls wichtige Veränderungen vollzogen. — Vor allem legt sich im Bereiche des Sinus venosus und der Vorkammer das aus einer einfachen Schicht platter Zellen gebildete Endocardhäutchen der mesodermalen Herzwand innig an, und zeigt sich letztere im Bereiche des ganzen Herzens nunmehr aus zwei Zellschichten gebildet, von denen die äußere die Anlage des Myocards darstellt. — Auch in der Kammer beginnt sich bald das Endocard dem Myocard anzulegen.



Fig. 10.



Fig. 11.

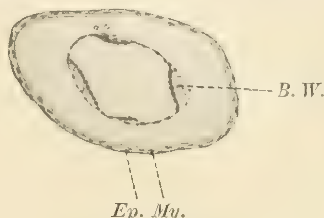


Fig. 12.

Fig. 10. Linke Seitenansicht des Herzens eines Embryo von Acanthias vulgaris von 14 mm Länge.

Fig. 11. Ventralansicht des Herzens eines Embryo von Acanthias vulgaris von 22 mm Länge.

Fig. 12. Querschnitt durch den Bulbus cordis eines Embryo von Acanthias vulgaris von 18 mm Länge. *B.W.* Bulbuswulst. *Ep.* Epicard. *My.* Myocard.

Die Bulbuswülste und die Entstehung der Semilunarklappen. Im Bereiche des Bulbus cordis und des Auricularkanales aber bleiben die ursprünglichen Beziehungen des Endocards zunächst noch erhalten. — Bald treten jedoch an dem Endocard dieser beiden Herzabteilungen eigenartige Zellwucherungen auf. — Im Bulbus zeigen sich dieselben zunächst als streifenförmige Zellauflagerungen an der Außenfläche des Endocardhäutchens, die wulstförmige Vortreibungen desselben gegen das Bulbuslumen zu bedingen. — Es sind die ersten Anlagen der Bulbuswülste, die bei Acanthias vulgaris in der Vierzahl auftreten (Fig. 12). — Indem diese Zellmassen endocardialen Ursprunges sich rege vermehren und ausbreiten, füllen sie den Zwischenraum zwischen Endo- und Myocard, ein gallertartiges Gewebe bildend, aus. Gleichzeitig treten die durch diese Gewebswucherung bedingten Bulbuswülste immer kräftiger hervor und bilden so im Bulbusrohre einen primitiven Verschlußapparat, der während der Diastole der Kammer das Rückströmen des Blutes in dieselbe verhindert. — Bei Acanthias vulgaris ist der ventrale Bulbuswulst (Fig. 13), wie schon Gegenbaur (1894) angegeben hat, stets schwächer entwickelt als die übrigen drei. — Durch den Rück-

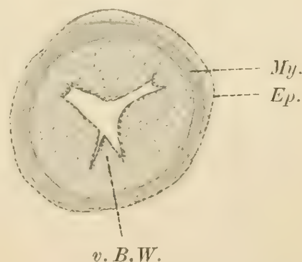


Fig. 13. Querschnitt durch den Bulbus cordis eines Embryo von Acanthias vulgaris von 40 mm Länge. *Ep.* Epicard. *My.* Myocard. *v.B.W.* ventraler Bulbuswulst.

prall der Blutsäule während der Diastole der Kammer werden nun zunächst die distalen Enden der Bulbuswülste ausgehöhlt[1]) und so distale Taschenklappen gebildet, die jedoch, wie es scheint, nur einen unvollkommenen Abschluß des Bulbusrohres herbeiführen, wodurch es möglich wird (GEGENBAUR 1894), daß die ganzen Bulbuswülste durch den rückprallenden Blutstrom allmählich zu Längsreihen von Taschenklappen umgestaltet werden.

Die Endocardkissen des Auricularkanales. An der Wand des Canalis auricularis ist es inzwischen ebenfalls zur Bildung von Endocardwucherungen gekommen, dieselben betreffen seine craniale und caudale Wand. — Sie füllen hier rasch den Zwischenraum zwischen Endocard und Myocard aus und bilden 2 plastische Kissen, die wir bei den meisten Wirbeltieren wiederfinden und als Endocardkissen des Auricularkanals bezeichnen. — Sie sind ebenso wie die Bulbuswülste im Bulbus als ein primitiver, während der Diastole der Vorkammer funktionierender Verschlußapparat des Auricularkanales aufzufassen.

Die Entstehung der Muskeltrabekel der Kammerwand und die Bildung der Atrioventricularklappen. Noch bevor sich das Endocard der Muskelwand der Kammer anlegt, beginnt an der letzteren die Ausbildung von Muskelbalken, die, immer zahlreicher werdend, schließlich, nachdem die Anlagerung des Endocards an das Myocard längst erfolgt ist, nur einen verhältnismäßig kleinen centralen Kammerraum freilassen. — Diese Muskelbalken reichen bis an den kurzen Auricularkanal heran und stehen mit dessen Wand besonders seitlich in direkter Verbindung. — Nun dehnt sich die Kammer immer stärker aus, und es erfolgt von ihr aus eine Unterhöhlung der Endocardkissen des Auricularkanales, die so zu den Taschenklappen der Atrioventricularöffnung umgewandelt werden (Fig. 14). — Sie wurzeln an der Wand des Auricularkanales und stehen seitlich durch Vermittelung derselben mit den Fleischbalken der Kammer in Verbindung. — Der Canalis auricularis selbst aber bleibt als ziemlich deutlich abgrenzbarer selbständiger Herzabschnitt zeitlebens erhalten.

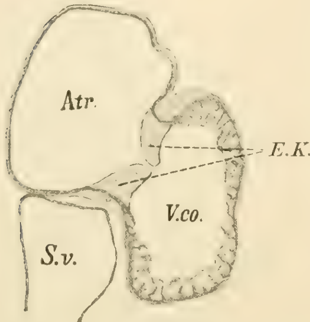


Fig. 14. Sagittalschnitt durch das Herz eines Embryo von Acanthias vulgaris von 33 mm Länge. *E.K.* Anlage der Atrioventricularklappen. *Atr.* Vorkammer. *V.co.* Kammer. *S.v.* Sinus venosus.

Die Bildung der Sinusklappen. Auch die Einschnürung zwischen Sinus venosus und Vorkammer ist inzwischen stärker geworden, und die durch diese Einschnürung bedingten Herzwandfalten lassen die beiden rechts und links an der Sinusmündung in die Vorkammer bestehenden Sinusklappen hervorgehen (RÖSE 1890).

Cyclostomen.

Sonderung der einzelnen Herzabteilungen. Bei den Embryonen von Petromyzon buchtet sich (GOETTE A. B. III, 2) die Mitte des Herzschlauches frühzeitig nach rechts hin aus. Eine hinter

1) Diese Aushöhlung ist bei 4 cm langen Embryonen bereits erfolgt.

der Ausbuchtung auftretende Einschnürung scheidet die cranial gelegene Kammer von der nach links sich ausbuchtenden Vorkammer. — Eine zweite Einschnürung sondert wieder die Vorkammer gegen den Sinus venosus. — Aber auch an der Grenze des späteren Truncus arteriosus, die Grenze dieses Rohres gegen die Kammer bezeichnend, tritt eine leichte Einschnürung auf. — Hier sowohl wie an der Einschnürung zwischen Kammer und Vorkammer entsteht, gegen das Lumen des Herzschlauches zu vorspringend, je ein Klappenpaar (Goette, A. L. III, 2; Shipley, A. L. III, 2). — Ein dem Bulbus cordis der Selachier entsprechender Herzabschnitt der den ausgebildeten Cyclostomen und Myxinoiden fehlt (J. Müller), scheint bei den Embryonen dieser Tiere nicht einmal in der Anlage vorzukommen. — Ueber das Vorkommen von Endocardwülsten und Endocardkissen, aus denen sich die Klappen am Ursprunge des Truncus arteriosus und die Atrioventricularklappen entwickeln würden, finden sich weder bei Goette noch bei Shipley Angaben.

Ganoiden.

Ueber die Entwickelung des Herzens der Ganoiden liegen specielle Untersuchungen nicht vor, doch stimmt sein Bau mit dem des Selachierherzens in so vielen wesentlichen Punkten überein, daß wohl angenommen werden darf, daß auch seine Entwickelung mit der des Selachierherzens eine weitgehende Uebereinstimmung zeigen wird.

Teleostier.

Entwickelung der äußeren Form des Herzens. Die Art und Weise, wie sich bei den Teleostiern der primitive Herzschlauch krümmt, und wie sich seine einzelnen Abteilungen im Anfange zu einander lagern, ist bei den verschiedenen Formen etwas verschieden und hängt wohl, zum Teile wenigstens, von der Beeinflussung der Lage des Herzens durch den mehr oder weniger stark entwickelten Nahrungsdotter ab. — Im allgemeinen kann man sagen, daß sich der Herzschlauch S-förmig krümmt (C. E. v. Bär, A. L. III, 4; Aubert, A. L. III, 4; Sobotta 1894), während sich an ihm die Vorkammer vom Sinus venosus und von der Kammer durch Ausbuchtungen seiner Wand und entsprechende Einschnürungen sondert. — Indem die Länge und Krümmung des ganzen Schlauches zunimmt, wobei die Kammer mehr nach rechts, die Vorkammer aber nach links hin zu liegen kommt, verschiebt sich die Kammerabteilung caudalwärts, so daß sie meist ventral vor die Vorkammer und den Sinus venosus zu liegen kommt.

Klappenapparat. An der Atrioventricularöffnung entstehen 2 Taschenklappen, über deren Entwickelung sich ebensowenig genauere Angaben finden, wie über die der 2 halbmondförmigen Klappen an der Mündung der Kammer in den Truncus arteriosus.

Bulbus cordis. Was den Bulbus cordis anbelangt, so erschien es schon nach den Angaben von Boas (1880), der bei einigen Clupeiden und bei Butirinus einen rudimentänen Bulbus cordis (Conus arteriosus) nachweisen konnte, in hohem Grade wahrscheinlich, daß bei den Teleostiern während des Embryonallebens ziemlich allgemein ein, wenn auch recht kurzer derartiger an die Kammer sich anschließender Herzabschnitt zur Anlage kommt, dessen Muskulatur aber später wieder

zu Grunde geht. — Neuerdings hat nun HOYER (1900) für die Embryonen von Salmo salar das Vorhandensein eines kurzen, an die Kammer angeschlossenen mit Muskelbelag versehenen Bulbusrohres und in demselben das Vorkommen zweier Bulbuswülste nachgewiesen. — Doch bedarf das Schicksal dieses schon rudimentär angelegten Bulbus noch einer genaueren Aufklärung.

Amphibien.

Urodelen.

Sonderung der einzelnen Herzabschnitte. Bei den Urodelen erfolgt die Ausgestaltung des Herzschlauches in etwas anderer Weise wie bei den Fischen. Er krümmt sich nämlich zuerst nach rechts und caudalwärts. — Und zwar betrifft die Krümmung nur denjenigen Abschnitt des Schlauches, aus dem sich später der Bulbus cordis und die Kammer entwickeln, während sein caudales Ende die ursprüngliche Lage ventral vom Darme beibehält. — Dabei kommt der Bulbusabschnitt der so gebildeten Herzschleife an die Dorsalseite der schief gelagerten Kammerabteilung zu liegen (Fig. 15a und b).

Fig. 15a. Fig. 15b.

Fig. 15a. Ventralansicht des Herzens eines Embryo von Salamandra atra von 5,5 mm Länge.

Fig. 15b. Dorsalansicht desselben Herzens (beide Figuren nach einer Linearkonstruktion).

Bald jedoch erfolgt, wenn sich einmal der Sinus venosus vom Atrium und das letztere von der Kammer durch entsprechende Einschnürungen zu sondern beginnen, eine Verlagerung der Kammerabteilung der Herzschleife in der Weise, daß sich dieselbe caudalwärts gewissermaßen umklappt und so an die craniale Wand des Sinus venosus anlagert. — Dadurch wird der Bulbus cordis von der ventralen Seite her frei und bekommt die kurze verengerte Strecke des Herzschlauches zwischen Atrium und Kammer, der Auricularkanal, eine dorsoventrale Richtung (Fig. 16a und b). — Gleichzeitig beginnt auch das Atrium sich hauptsächlich nach links und cranialwärts auszudehnen. — Der Sinus venosus schnürt sich nun immer mehr und zwar von rechts her von ihm ab, so daß die verhältnismäßig enge Sinusmündung in den Vorhof ganz links gelegen ist (Fig. 16a). — In der Folge macht dann die Verlagerung der Kammerabteilung noch weitere Fortschritte, so zwar, daß sie schließlich an die ventrale Wand des Sinus venosus zu liegen kommt, und indem



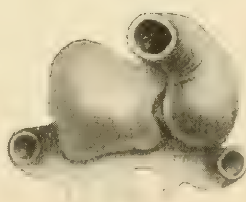


Fig. 16a. Fig. 16b.

Fig. 16a. Ventralansicht des Herzens eines Embryo von Salamandra atra von 6,2 mm Länge.

Fig. 16b. Dorsalansicht desselben Herzens (beide Figuren nach einer Frontalkonstruktion).

sie sich caudalwärts ausbuchtet, diesen Herzabschnitt caudalwärts immer mehr überragt. — Diese Lageveränderung der Kammer hat natürlich auch eine entsprechende Richtungsänderung des Canalis auricularis zur Folge. — Sie hat aber auch zur Folge, daß das sich immer mächtiger ausdehnende Atrium in nachbarliche Beziehung zum Bulbus cordis tritt, dessen dorsaler Wand es sich anlegt (Fig. 17). — Gleichzeitig verringert sich der Zwischenraum zwischen der Mündung des Auricularkanales und der Ausmündung des Bulbus cordis aus der Kammer beträchtlich. — So erhält das Herz allmählich seine für den ausgebildeten Zustand charakteristische Form.

Bildung der Sinusklappen und Atrioventricularklappen. Die Entwickelung der Sinusklappen erfolgt bei Salamandra in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern, und ein Gleiches gilt auch für die Taschenklappen des Ostium atrioventriculare, die als 2 an der cranialen und caudalen Wand des Auricularkanales sich entwickelnde Endocardkissen angelegt werden. — Diese werden dann von der Kammer her, an deren Wand sich inzwischen ein reiches Netzwerk von Fleischbalken entwickelt hat, unterwühlt und so zu den Taschenklappen umgestaltet, die an der kompakten Muskelwand des Canalis auricularis wurzeln, welch letzterer als selbständiger Herzabschnitt auch noch beim erwachsenen Tiere deutlich nachweisbar ist (Greil).



Fig. 18.

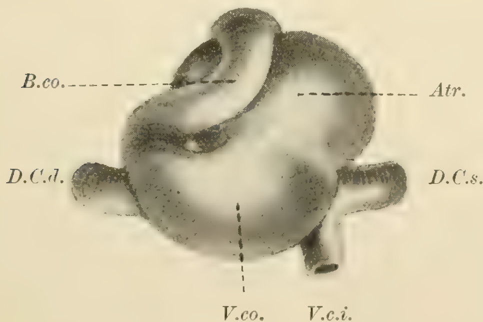


Fig. 17.

Fig. 17. Herz eines Embryo von Salamandra atra von 13 mm Länge. Ventralansicht. *Atr.* Atrium. *V.co.* Kammer. *B.co.* Bulbus cordis. *D.C.d.* Ductus Cuvieri dexter. *D.C.s.* Ductus Cuvieri sinister. *V.c.i.* V. cava posterior.

Fig. 18. Drei Querschnitte durch den Bulbus cordis eines älteren Embryo von Salamandra maculata. a in der Höhe der distalen Bulbuswülste (*B.W.1, 2, 3, 4*); b in der Gegend der Spiralfalte (*S.F.*); c in der Höhe der proximalen Bulbuswülste.

Bulbus cordis, Bulbuswülste und Spiralfalte. Im Bulbusrohre kommt es zunächst an seinem distalen Ende zur Ausbildung zweier kurzer Endocardwülste, von denen der eine links dorsal (*B. W. 2*) der andere rechts ventral (*B. W. 4*) gelegen ist. — Bald jedoch erscheinen zwischen ihnen an den vorher noch glatten Partieen der Wand 2 weitere Wülste, die somit rechts dorsal

(*B. W. 1*) und links ventral sitzen (*B. W. 3*), so daß wir nunmehr im distalen Bulbusabschnitte 4 solche Wülste finden (LANGER 1894) (Fig. 18a). — Außerdem treten aber auch am proximalen Ende des Bulbus 3 kurze ähnliche Wülste auf (LANGER 1894) [Fig. 18c], während die zwischen distalen und proximalen Bulbuswülsten befindliche Strecke der Bulbusinnenwand noch glatt erscheint. — Schließlich verlängert sich der distale Bulbuswulst 1 proximalwärts und bildet eine bis an die proximalen Wülste heranreichende, spiralig verlaufende Leiste (Fig. 11b), die sogenannte Spiralfalte.

Bildung der Semilunarklappen. Indem nun durch den Rückprall des Blutstromes nach der Systole der Kammer die Bulbuswülste ausgehöhlt werden, entstehen aus ihnen am proximalen Ende des Bulbus 3 am distalen 4 halbmondförmige Klappen.

In der Spiralfalte, die bereits bei den Dipnoern in der Form einer Reihe hintereinander liegender Klappen vorhanden ist (BOAS), erkennen wir die erste Anlage einer Scheidewandbildung im Bulbusrohre. — Sie fehlt jedoch bei einzelnen Urodelen (Triton alpestris, Menobranchus u. a.) vollständig oder wird nur ganz unvollkommen angelegt (Triton cristatus) [BOAS 1882].

Bildung des Septum atriorum. Die Vorkammerscheidewand, die bei den Urodelen zuerst in der für die höheren Vertebraten charakteristischen Weise auftritt, entwickelt sich von der cranialen Wand des Vorhofes aus an der Stelle, wo die letztere durch die Anlagerung des distalen Bulbusabschnittes leicht eingebuchtet erscheint (Fig. 17). — Sie entsteht hier als eine halbmondförmige, gegen das Vorhofslumen zu vorspringende Duplikatur des Endocards, die rasch in der Richtung gegen das Ostium atrioventriculare, also schief nach links caudal vorwächst. — Sie bildet dann, indem sich die beiden sie zusammensetzenden Endocardlamellen dicht aneinander lagern eine dünne, aber kontinuierliche Platte, die, konkavrandig begrenzt, an der ventralen und dorsalen Vorhofswand sichelförmig ausläuft. — Ihr ventraler Ausläufer setzt sich frühzeitig mit dem cranialen Endocardkissen der Atrioventricularöffnung in Verbindung, während der dorsale zunächst gegen die linke Umrandung der Sinusmündung zu ausläuft, um dann weiter an der rechten Seite der Mündung der Lungenvene vorbei, die Sinusmündung rechts lassend, vorzuwachsen und das caudale Endocardkissen der Atrioventricularöffnung zu erreichen. — So scheidet schließlich das Vorhofsseptum, in welches inzwischen ein Netzwerk von Muskelbalken eingewachsen ist, die Vorkammer bis auf eine kleine über dem Atrioventricularostium bestehen bleibende Kommunikationsöffnung fast vollständig in eine linke Abteilung, in die sich die Lungenvene ergießt, und in eine rechte, in welche der Sinus venosus mündet. — Jedenfalls sehr spät treten im Vorhofseptum jene Oeffnungen auf, die von verschiedenen Autoren als charakteristisch für die Vorkammerscheidewand der ausgebildeten Formen beschrieben wurden.

Mündung der Lungenvene. Die einfache Lungenvene mündet jedoch bei den Urodelen nicht von vorn herein in die linke Vorhofsabteilung des Herzens, vielmehr öffnet sie sich bei jungen Embryonen von Salamandra und Triton links dorsal in den Sinus venosus an der Einmündungsstelle der hinteren Hohlvene in den letzteren. — Erst allmählich schiebt sich ihre Mündung von hier aus

cranialwärts vor, bis sie schließlich an der dorsalen Wand der Vorkammer im Gebiete der Sinusmündung gefunden wird und nun durch das sich entwickelnde Vorkammerseptum der linken Vorkammerabteilung zugeteilt werden kann. — Das Endstück des Lungenvenenstammes verläuft dann bei älteren Embryonen in der dorsalen Wand des Sinus. — Jedenfalls ist das geschilderte Verhalten der Lungenvene bei Urodelenembryonen mit Rücksicht auf die bei Polypterus und Amia von Röse (1890) und bei Dipnoern von Boas und Röse beschriebenen Mündungs- und Verlaufsverhältnisse dieses Gefäßes von hohem Interesse.

Anuren.

Bei den Anuren erfolgt die Krümmung des Herzschlauches, sowie seine Sonderung in die einzelnen Herzabteilungen in ganz ähnlicher Weise wie bei den Urodelen (Goette, A. L. III, 5). — Doch bestehen immerhin gewisse Unterschiede. — Die Vorkammerabteilung weitet sich nämlich auch nach rechts hin stärker aus und die Mündung des Sinus venosus kommt weiter nach rechts zu liegen wie bei den Urodelen. — Dagegen erfolgt die Entwickelung des Vorkammerseptums in übereinstimmender Weise, doch bleibt die Bildung sekundärer Perforationsöffnungen aus. — Auch bei den Anuren mündet die einfache Lungenvene ursprünglich in den Sinus venosus und erst später direkt in den linken Vorhof (Goette, A. L. III, 5). — Ueber die Entwickelung des Klappenapparates des Anurenherzens fehlen vorläufig noch genauere Angaben.

Reptilien.

Saurier.

Entwickelung der äußeren Form des Herzens. Bei den Sauriern (ich beziehe mich hier vorwiegend auf die Angaben, welche Greil für Lacerta macht) krümmt sich der Herzschlauch ebenfalls zuerst nach rechts (Fig. 19). — Aus seinem cranialen Ende



Fig. 19.

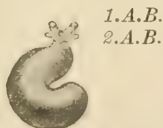


Fig. 20a.

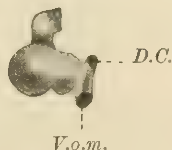


Fig. 20b.

Fig. 19. Herz eines Embryo von Lacerta agilis von 0,3 mm Kopflänge. Ventralansicht (nach Greil).

Fig. 20a. Herz eines Embryo von Lacerta agilis von 0,6 mm Kopflänge. Ventralansicht.

Fig. 20b. Linke Seitenansicht desselben Herzens (beide Figuren nach Greil). *D.C.* Ductus Cuvieri. *V.o.m.* V. omphalo-mesenterica.

entstehen mittelst kurzen gemeinsamen Stammes (Truncus arteriosus) die beiden ersten Aortenbogen, in sein caudales Ende münden die beiden V. omphalo-mesentericae. — Indem der Herzschlauch sich weiter verlängert und sein Venenende die ursprüngliche Lage beibehält,

kommt der vorher schon gekrümmte Abschnitt ventral vor das Venenende zu liegen, in welches nunmehr neben den V. omphalo-mesentericae auch die Ductus Cuvieri münden. — Es lassen sich in dieser Entwickelungsphase somit 3 Schenkel des Herzschlauches unterscheiden, ein ventralwärts und etwas nach links hin verlaufender (Fig. 20b) dorsal gelegener, ein zweiter, ventral befindlicher querer (Fig. 20a) und ein dritter, von rechts, cranial und medianwärts ansteigender, schließlich dorsal abbiegender, der in den Truncus arteriosus übergeht, aus welchem jederseits schon 2 Arterienbogen entspringen. — An dem ventralwärts gerichteten ersten Schenkel erscheinen zwei leichte Einschnürungen angedeutet, die die Grenze zwischen dem späteren Sinus venosus und dem Atrium und zwischen dem letzteren und der Kammer bezeichnen (Fig. 20b).

Nun weitet sich in der Folge der quere Herzschlauchschenkel immer stärker aus und schiebt sich dabei caudalwärts vor (Fig. 21b), während der schief aufsteigende dritte Schenkel, der sich ebenfalls besonders ventralwärts ausweitet, gegen ihn abknickt (Fig. 21a), so daß diese beiden Schenkel nun durch eine von links und ventral einschneidende Furche voneinander geschieden erscheinen. — Der schief aufsteigende Schenkel entspricht im wesentlichen dem Bulbus cordis der Amphibien und Selachier, aus dem queren Schenkel aber entwickelt sich die Kammer. Durch die Verschiebung und Ausweitung der letzteren nähert sich die Vorkammeranlage, die sich ebenfalls auszuweiten beginnt (Fig. 21b), dem Bulbus cordis. — In den Sinus venosus,



Fig. 21a.

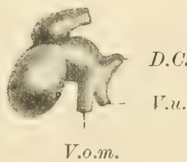


Fig. 21b.



Fig. 22.

Fig. 21a. Ventralansicht des Herzens eines Embryo von Lacerta agilis von 1,2 mm Kopflänge.

Fig. 21b. Linke Seitenansicht desselben Herzens (beide Figuren nach GREIL). *V.u.* V. umbilicalis.

Fig. 22. Ventralansicht des Herzens eines Embryo von Lacerta agilis von 2 mm Kopflänge, nach GREIL.

der noch durch eine weite Oeffnung mit dem Atrium kommuniziert, mündet außer den beiden früher genannten Venen nun jederseits auch noch die V. umbilicalis.

Weiterhin zeigt der Bulbus cordis die schon früher angedeutete bajonettartige Krümmung besonders deutlich (Fig. 22), die Kammer weitet sich noch mehr aus und verschiebt sich noch weiter caudalwärts, und die Einschnürung zwischen Vorkammer und Kammer, die dem Auricularkanale entspricht, wird in dem Maße, deutlicher als sich die Vorkammer stärker ausdehnt. — Diese Ausdehnung erfolgt zunächst vorwiegend nach links und cranialwärts, so daß die Vorkammer mit dem Bulbus cordis in Berührung tritt und hauptsächlich an seiner linken Seite vorragt (Fig. 22). — Inzwischen hat sich auch der Sinus venosus durch eine annährend ringförmige Einschnürung scharf vom Atrium gesondert, und befindet sich seine Mündung in der dorsalen

Wand der letzteren. — Aus dem Truncus arteriosus dieses Entwickelungsstadiums gehen jederseits bereits 6 Arterienbogen hervor (Fig. 22).

Auch bei Tropidonotus vollziehen sich, wie RATHKE gezeigt hat, die Umbildungen am Herzschlauche in ähnlicher Weise wie bei Lacerta, und dieses gilt insbesondere auch mit Rücksicht auf die primäre Ausweitung der Vorkammer nach links hin.

In der folgenden Entwickelungsperiode weitet sich dann die Kammer immer weiter aus (Fig. 23) und erreicht schließlich die eigentümliche, platt kegelförmige Gestalt, die für das Herz des ausgebildeten Tieres charakteristisch ist (Fig. 24). — Der Bulbus cordis, dessen Verbindung mit der Kammer früher ganz rechts dorsal gelegen war, erleidet eine Verschiebung seines proximalen Abschnittes medianwärts, wobei seine Krümmung schwächer wird (Fig. 23) und seine Kammermündung etwas weiter ventral und nach links hin zu liegen kommt. — Dabei beginnen an seinem distalen Abschnitte spiralig gekrümmte Furchen aufzutreten, die, zwischen bestimmten der nur noch in der Dreizahl jederseits vorhandenen Arterienbogen beginnend, über den Truncus arteriosus herabziehend, auf ihn übergehen. — Gleichzeitig dehnt sich die Vorkammer weiter aus und bildet nun auch nach rechts hin eine Aussackung, so daß Bulbus cordis und Truncus arteriosus in eine tiefe ventrale Rinne der Vorkammerabteilung zu liegen kommen, neben welcher seitlich Ausladungen derselben, die Anlagen der beiden Herzohren, vorragen (Fig. 23). — Der Sinus venosus liegt als querer Sack an der Dorsalwand des Vorhofes in unmittelbarer Nachbarschaft des Sulcus atrioventricularis, und seine Mündung gehört bereits der rechten Vorhofsabteilung an.



Fig. 23. Ventralansicht des Herzens eines Embryo von Lacerta agilis von 2,8 mm Kopflänge, nach GREIL.

Indem die von dem Truncus arteriosus aus auf den Bulbus übergreifenden Furchen sich in der Folge kammerwärts verlängern und die ventrale Knickungsfurche zwischen Bulbus und Kammer, nachdem sie allmählich seichter geworden war, verschwindet, wird der proximale Bulbusabschnitt in einer Weise, die später noch näher angegeben werden soll, nahezu[1]) vollständig in die Kammerabteilung des Herzens einbezogen, während sein distaler Abschnitt durch Verände-

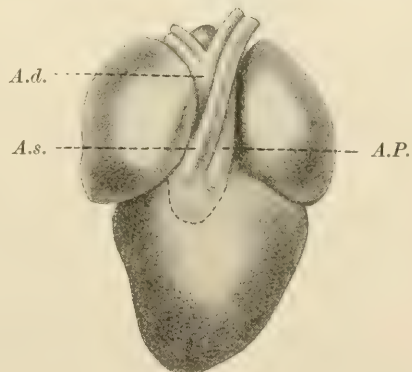


Fig. 24. Ventralansicht des Herzens eines Embryo von Lacerta agilis von 7 mm Kopflänge, nach GREIL. *A.d.* Aorta dextra. *A.s.* Aorta sinistra. *A.P.* Arteria pulmonalis.

1) Im Gebiete der Fundusabschnitte der Semilunarklappen bleibt nämlich eine schmale, ringförmige Zone der Muskelwand des Bulbus erhalten, die, sich verdickend, am Herzen der ausgebildeten Form deutlich hervortritt.

rungen im Aufbau seiner Wand zum Anfangsstücke des Truncus arteriosus umgewandelt wird. — Die spiraligen Furchen an der Oberfläche des so verlängerten Truncus deuten auch äußerlich die Sonderung dieses Rohrabschnittes in 3 nebeneinander liegende spiralig gedrehte Rohre an (Fig. 24), von denen das links, ventral gelegene in die beiden Pulmonalarterienbogen, das rechts ventral befindliche in den linken und das dorsal gelegene in den rechten Aortenbogen übergehen. — Auch das Atrium erlangt nun seine definitive Gestalt, indem zu den beiden seitlichen, mächtig erweiterten Herzohren noch eine dritte, cranialwärts gerichtete, median gelagerte Ausbuchtung seiner Wand hinzukommt, die der rechten Vorhofsabteilung angehört und die sich in den Winkel, den die Arterienbogen bei ihrem Hervortreten aus dem Truncus bilden, hineinlegt (Fig. 24 und 25). — Ebenso zeigt auch der Sinus venosus bald die für den definitiven Zustand charakteristische Hufeisenform (Fig. 25). — In einen queren Schenkel, der dem Sulcus atrioventricularis anliegt, mündet, nachdem die vorher ganz enge gewordenen Mündungsstücke der beiden V. umbilicales und der V. omphalo-mesenterica sinistra obliteriert sind, von links her absteigend der Ductus Cuvieri sinister, während rechts der Ductus Cuvieri dexter und die hintere Hohlvene in ihn eintreten.

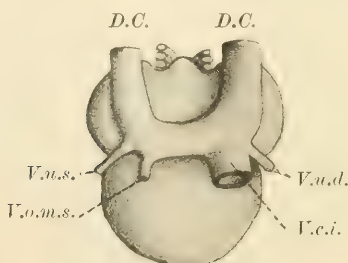


Fig. 25.

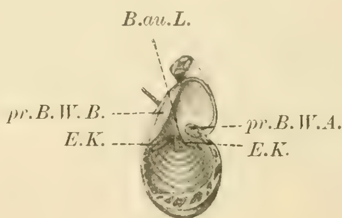


Fig. 26.

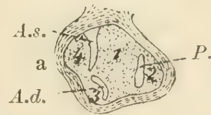
Fig. 25. Dorsalansicht des Herzens eines Embryo von Lacerta agilis von 3 mm Kopflänge. *D.C.* Ductus Cuvieri. *V.u.d., s.* V. umbilicalis dextra, sinistra. *V.o.m.s.* V. omphalomesenterica sinistra. *V.c.i.* V. cava posterior.

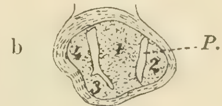
Fig. 26. Herz eines Embryo von Lacerta agilis von 2 mm Kopflänge, von der Seite her eröffnet (halbschematisch, nach GREIL). Die Vorkammer ist entfernt gedacht, in den Canalis auricularis eine Sonde eingeführt. *pr.B.W.A, B.* proximaler Bulbuswulst *A, B.* *E.K.* Endocardkissen des Auricularkanals. *B.au.L.* Bulboauricularleiste.

Ausgestaltung des Herzinneren. In früheren Entwickelungsstadien zeigt der Herzschlauch von Lacerta einen ähnlichen Aufbau seiner Wand, wie der anderer Vertebraten. — Im Sinus venosus und Vorhofe kommt es zuerst zu einer innigen Anlagerung des Endocards an das Myocard. — In der Kammer erfolgt dieselbe erst, nachdem sich die ersten Muskeltrabekel in Form annähernd cirkulärer, senkrecht auf die Achse des Kammerrohres verlaufender, untereinander anastomosierender Muskelleisten (Fig. 26) angelegt haben.

Die Endocardkissen des Auricularkanales und die Bulbuswülste. Im Bulbus cordis dagegen und im Canalis auricularis unterbleibt diese Anlagerung, und es entwickeln sich hier durch Wucherungen des Endocards Endocardverdickungen. An der cranialen und caudalen (resp. ventralen und dorsalen) Wand des Auricularkanales

entstehen wie bei den Selachiern und Amphibien die beiden Endocardkissen, während es im Bulbusrohre zur Entwickelung von Bulbuswülsten kommt. — Die letzteren werden wie bei den Urodelen im proximalen und distalen Bulbusabschnitte getrennt angelegt, so daß wir auch hier proximale und distale Wülste unterscheiden können. — Die letzteren treten an der dorsalen und ventralen Wand des Bulbusrohres, also in der Zweizahl auf. — Später finden sich jedoch, wie bei den Urodelen, 4 solcher Wülste (Fig. 26, 27 *b*), die in leicht spiralig gekrümmtem Verlaufe an der Wand des Bulbusrohres proximalwärts verlaufen. — Die proximalen Bulbuswülste treten in der Dreizahl auf (*pr. B. W. A*, *B*, *C*). Der eine (*A*) bedeckt, seitlich verstreichend, die durch die Knickungsfurche gebildete, gegen das Bulbuslumen zu vorspringende Knickungsleiste (Fig. 26), der zweite (*B*) findet sich an der gegenüberliegenden Wand des Bulbusrohres (Fig. 26), der schwächste und am spätesten auftretende (*C*) ist rechts gelegen. — In dem Zwischenraume zwischen distalen und proximalen Bulbuswülsten lagert sich das Endocard dem Myocard des Bulbus innig an.





Die Bildung der Truncussepten und die Einbeziehung des distalen Bulbusabschnittes in den Truncus. In der Folge entwickeln sich nun im distalen Bulbusabschnitte Scheidewände, die das ursprünglich einfache Rohr in 3 spiralig verlaufende Rohre zerlegen. — Diese Scheidewände treten zuerst im Truncus auf.

Das Septum aortico-pulmonale. Indem von den Rändern der Ausmündung der Pul-

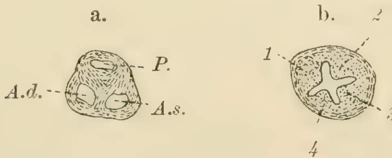


Fig. 27.



Fig. 28.

Fig. 27a. Querschnitt durch den Truncus arteriosus eines Embryo von Lacerta agilis von ca. 2 mm Kopflänge (nach LANGER). *A.s.* Aorta sinistra. *A.d.* Aorta dextra. *P.* Arteria pulmonalis.

Fig. 27b. Querschnitt durch den Bulbus cordis desselben Embryo in der Höhe der distalen Bulbuswülste (nach LANGER).

Fig. 28. Drei Querschnitte durch den Bulbus cordis eines Embryo von Lacerta agilis von ca. 2,6 mm Kopflänge (nach LANGER). Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 27.

monalisbogen aus dem Truncus ein Septum in den Truncus vorwächst, wird derselbe in eine dorsale Pulmonalisabteilung und in eine ventrale Aortenabteilung geteilt. — Dieses Septum aortico-pulmonale ist zunächst frontal gestellt.

Das Septum aorticum. Indem dann weiter von dem cranialen Rande der Ausmündung des linken vierten Aortenbogens ein zweites Septum, das S. aorticum, herabwächst, wird die Aortenabteilung des Truncus in 2 weitere Abteilungen zerlegt, so daß der Truncus jetzt 3 Arterienrohre enthält, von denen (Fig. 26a) das dorsal gelegene

in die Pulmonalisbogen, das linke in den linken vierten Aortenbogen, das rechte aber in die übrigen Arterienbogen leitet. — Das S. aortico. pulmonale wächst nun bis in die Bulbuswülste 1 und 3 vor, worauf diese miteinander zu verwachsen beginnen und so eine Verlängerung dieses Septums bilden. — Ebenso schiebt sicht das S. aorticum am S. aortico-pulmonale proximalwärts vor, bis es die Rinne zwischen Bulbuswulst 3 und 4 erreicht und in ihr fortwächst. Inzwischen ist der Bulbuswulst 1 nicht nur besonders mächtig geworden (Fig. 28c) sondern er hat sich auch bis in den proximalen Bulbuswulst *A*, in den er schließlich übergeht, verlängert. — Er zeigt somit in dieser Zeit Verhältnisse wie der gleiche Bulbuswulst der Urodelen, der als Spiralfalte bis an die proximalen Bulbuswülste heranreicht, weshalb LANGER (1894) mit Recht die proximale Fortsetzung des Bulbuswulstes 1 bei Lacerta mit der Spiralfalte der Amphibien homologisiert.

Nun verwächst der Bulbuswulst 1 einerseits mit dem dem Bulbuswulste 2 zugekehrten Flächenabschnitte des Bulbuswulstes 3 (Fig. 28b), andererseits im Bereiche der Furche zwischen Bulbuswulst 3 und 4 mit der Bulbuswand, und so wird nun auch der distale Bulbusabschnitt in 3 Rohre geteilt, die in dem Maße als der geschilderte Verwachsungsprozeß fortschreitet, sich proximalwärts verlängern und weil die Anordnung der Bulbuswülste eine spiralige ist, natürlich auch spiralig verlaufen. Gleichzeitig erfolgt durch Einwachsen von Gewebe aus den Truncussepten in die miteinander verschmolzenen Bulbuswülste, sowie durch Umwandlung des Gewebes der letzteren und durch Rückbildung der Muskulatur der Bulbuswand die Umwandlung des distalen Bulbusabschnittes in den proximalen Abschnitt des Truncus der ausgebildeten Form.

Bildung der Semilunarklappen aus den Bulbuswülsten. Schließlich werden dann die übrig bleibenden proximalsten Abschnitte der Bulbuswülste durch den Rückprall des Blutstromes von der distalen Seite her ausgehöhlt und so die halbmondförmigen Klappen der 3 Arterienostien gebildet. — Dabei entstehen (Fig. 29) aus dem mächtigen Bulbuswulste 1, der sich an der Wandbildung aller 3 Arterienrohre beteiligt, 3 Klappen, während aus jedem der übrigen Wülste nur je eine Klappe hervorgeht (LANGER 1894).



Fig. 29. Schema der Entwickelung der halbmondförmigen Klappen der Ostia arteriosa von Lacerta (wahrscheinlich für alle Reptilien giltig). Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 28.

Die Einbeziehung des proximalen Bulbusabschnittes in die Kammer. Die Einbeziehung des proximalen Bulbusabschnittes in die Kammer erfolgt nun dadurch, daß sich die letztere, an deren Wand die Muskelleisten immer höher werden und sich zu plattenförmigen, untereinander anastomosierenden Muskeltrabekeln umgestalten, immer mehr ausdehnt und die Wand des proximalen Bulbusabschnittes von der dorsalen, rechten und ventralen Seite her unterwühlt (vgl. Fig. 26 mit Fig. 30). Durch die Unterwühlung der ventralen Bulbuswand kommt es äußerlich zum Verstreichen der Knickungsfurche. — Im Innern ist das Resultat dieses Vorganges die

Bildung einer gebogenen Muskelplatte, die die Knickungsleiste mit der Kammerwand verbindet (Fig. 30 und 31 *M.*) und die Kammer hier noch vom Bulbus scheidet.

Bildung der Muskelleiste, des ventralen Kammerraumes und des Fleischpolsters. Die Knickungsleiste steht nun von vorn herein mit zahlreichen, besonders von rechts her in sie übergehenden plattigen Muskeltrabekeln in Verbindung und bildet so die Anlage der Muskelleiste des ausgebildeten Herzens. — Ihre definitive Gestaltung erhält sie, nachdem in der oben erwähnten Muskelplatte von rechts zahlreiche spaltförmige Durchbrechungen aufgetreten sind. — Auf diese Weise stellt sich eine sekundäre Verbindung zwischen der Kammer und dem ventralen Herzabschnitte des Bulbusraumes her, aus dem die Pulmonalis entspringt, und der letztere stellt nun das dar, was man als ventralen Kammerraum bezeichnet. — Bei Lacerta ist derselbe nie besonders geräumig, erreicht aber bei manchen anderen Sauriern (Varaniden) einen beträchtlichen Umfang.

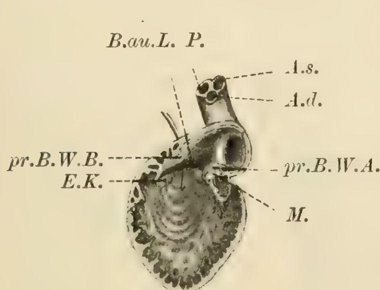


Fig. 30.

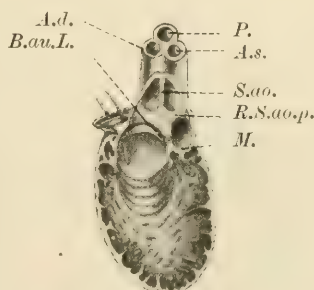


Fig. 31.

Fig 30. Kammer und Bulbus des Herzens eines Embryo von Lacerta agilis von 3,6 mm Kopflänge, von der rechten Seite eröffnet (halbschematisch nach Greil). Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 26 und 27.

Fig. 31. Kammer und Bulbus eines Embryo von Lacerta agilis von 7 mm Kopflänge, von der rechten Seite her eröffnet (halbschematisch nach Greil). *S.ao.* Septum aorticum. *R.S.ao.p.* Rand des Septum aortico-pulmonale; übrige Bezeichnung wie bei Fig. 26 und 27.

Aus der dorsalen unterminierten Bulbuswand und den an sie anschließenden Trabekelmassen entsteht das sogenannte Fleischpolster Brücke's. — Die proximalen Bulbuswülste aber bilden sich nahezu vollständig zurück.

Umgestaltung des Auricularkanales. Die innere Oberfläche des Canalis auricularis ist durch die Ausbildung der Endocardkissen ausgezeichnet. — Seine Mündung liegt zuerst in einiger Entfernung links von der Bulbusmündung der Kammer. — Später rückt sie immer näher an dieselbe heran, so daß der zwischen den beiden Oeffnungen früher vorhandene, schmale Abschnitt der Kammerwand zu einer allmählich spornförmig sich umgestaltenden Leiste, der Bulboauricularleiste (Fig. 26) wird. – Diese Leiste erfährt nun langsam eine Reduktion auf Kosten der Canalis auricularis- und Bulbuswand (vgl. Fig. 26, 30 und 31) wodurch der Kammerraum ebenfalls eine Vergrößerung erfährt und das Ostium der rechten Aorta (Fig. 31) schließlich in unmittelbare Nachbarschaft der Atrioventricularöffnung

zu liegen kommt. — Die Ausdehnung der Kammer führt nun zu einer Unterminierung der ursprünglich cranialen und caudalen, nunmehr ventralen und dorsalen Canalis auricularis-Wand, die vorher kompakt war (Fig. 32), so daß jetzt die beiden Endocardkissen, gestützt von plattenförmigen Resten dieser Wand, die durch Trabekelzüge mit der Kammerwand zusammenhängen (Fig. 32), in den Kammerraum hineinragen.

Bildung der Vorkammerscheidewand. Inzwischen ist es in der Vorkammer zur Bildung des Septum atriorum gekommen, welches, von einer etwas links von der Mittelebene befindlichen Einfaltung der cranialen Vorhofwand ausgehend, als halbmondförmige Platte gegen das Ostium atrioventriculare zu vorwächst, um mit seinen an der dorsalen und ventralen Vorhofswand verlaufenden Enden sehr bald die beiden Endocardkissen zu erreichen und in sie überzugehen (Fig. 32). So engt sich die Oeffnung zwischen den beiden Vorhofsabteilungen immer mehr ein.

Scheidung der venösen Ostien und Bildung der Atrioventricularklappen. Schließlich verwachsen die einander

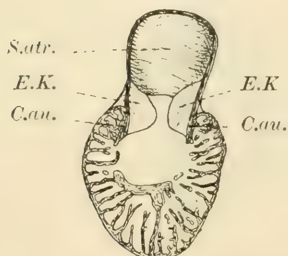


Fig. 32.



Fig. 33.

Fig. 32. Sagittaldurchschnitt durch das Herz eines Embryo von Lacerta agilis von 3,6 mm Kopflänge. *E.K.* Endocardkissen. *C.au.* unterminierte Waud des Canalis auricularis. *S.atr.* Septum atriorum.

Fig. 33. Frontalschnitt durch das Herz eines Embryo von Lacerta agilis von 6 mm Kopflänge. *S.atr.* Septum atriorum. *v.E.K.* verschmolzene Endocardkissen der Atrioventricularöffnung.

zugekehrten Flächen der Endocardkissen untereinander und mit dem eine Endocardverdickung tragenden Rande des Septum atriorum, wodurch nicht nur die beiden Vorhofsabteilungen vollständig voneinander geschieden werden, sondern auch das ursprüngliche einheitliche Ostium atrioventriculare in die beiden venösen Ostien zerfällt. — Indem nun die rechts und links vom Ansatze des Septum atriorum befindlichen, in die Kammer hinein vorragenden Abschnitte der verschmolzenen Endocardkissen allmählich immer dünner werden (Fig. 33), wandeln sie sich in die septalen Klappen der Atrioventricularostien um, die, so wie früher die Endocardkissen, dorsal und ventral mit Resten der unterminierten Wand des Canalis auricularis und durch diese mit den Trabekeln der Kammerwandungen in Verbindung stehen.

Aber auch marginale Klappensegel kommen zur Entwickelung, indem schon früher angelegte, der kompakt bleibenden rechten und linken Canalis auricularis-Wand aufsitzende Endocardverdickungen zu schmalen, rein endocardialen Klappensegeln umgewandelt werden (GREIL).

Im Septum atriorum entwickeln sich wie bei den Urodelen zahlreiche sekundäre Perforationslücken, die jedoch nach der Geburt wieder

vollständig verschwinden. — Die Lungenvene mündet gleich bei ihrem Auftreten in die Vorkammer, und ihre Mündung liegt, wenn sich das Septum atriorum entwickelt, an dessen linker Seite.

Bildung der Sinusklappen und ihres Spannmuskels. Indem sich die Wandfalte, welche die Sinusmündung umgiebt, rechts stärker, links etwas schwächer erhöht, entstehen die beiden Sinusklappen, die, cranialwärts miteinander verschmelzend, einen gegen die craniale Wand der rechten Vorkammer zu auslaufenden, plattenförmigen Fortsatz (den Spannmuskel Röse's 1890) bilden.

Eine an die Muskelleiste der Kammer anschließende, durch stärkere Entwickelung und Aneinanderlagerung bestimmter Trabekelzüge gebildete Scheidewandbildung im dorsalen Kammerraume kommt bei Lacerta nicht zur Anlage. — Wohl aber begegnen wir einer solchen, wenn auch noch unvollkommenen, Scheidewandbildung bei den Varaniden.

Die Kammerscheidewand der Crocodilier und das Foramen Panizzae. Den höchsten Grad der Entwickelung erreicht diese Bildung bei den Crocodiliern, wo sie sich mit den verschmolzenen Endocardkissen der Atrioventricularöffnung verbindet und eine die Kammer vollständig in zwei Hälften sondernde Scheidewand bildet. — Da diese Scheidewand kontinuierlich in das Septum aorticum übergeht, entspringen dann bei den Crocodiliern die A. pulmonalis und die Aorta sinistra aus der rechten, die Aorta dextra dagegen aus der linken Kammer. — Das Foramen Panizzae ist daher nicht, wie Röse 1890 meint, ein Rest der ursprünglichen Kommunikationsöffnung zwischen den beiden Kammern, welch letztere, wie Rathke (A. L. III, 8) bereits gezeigt hat, vollständig verschwindet, sondern höchst wahrscheinlich (Greil), da sie unmittelbar distal von den Aortenklappen im Septum aorticum gelegen ist, eine sekundäre Perforationsöffnung in dem letzteren.

Leider liegen über die Entwickelung des Crocodilierherzens außer den ziemlich lückenhaften Angaben Rathke's neuere Angaben nicht vor und ein Gleiches gilt auch bezüglich des Chelonierherzens. — Die Entwickelung des Schlangenherzens stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der des Herzens von Lacerta überein.

Vögel.

Hühnchen.

Bildung der äußeren Form des Vogelherzens. Die Entwickelung des Vogelherzens zeigt in vielen Punkten eine große Aehnlichkeit mit der Entwickelung des Reptilienherzens. — Dieses gilt vor allem mit Rücksicht auf die Art und Weise, wie sich der Herzschlauch anfänglich krümmt (Fig. 34) und wie sich die einzelnen Abteilungen dieses Schlauches, sobald sie sich einmal zu differenzieren beginnen, zu einander lagern (Fig. 35). — Auch die Ausbildung der Vorhofsabteilung erfolgt, indem sich zuerst die linke (Fig. 35 und 36) und erst viel später die rechte (Fig. 37) Vorhofsausbuchtung entwickelt (Masius 1889) in ähnlicher Weise wie bei Reptilien. Ein nicht unerheblicher Unterschied besteht jedoch darin, daß sich

der Bulbus cordis beim Hühnchen äußerlich niemals durch eine so scharfe Furche gegen die Kammer abgrenzen läßt. Eine der Knickungsfurche von Lacerta entsprechende Furche ist nur bei jungen Embryonen (Fig. 35*) eben angedeutet und verschwindet frühzeitig vollständig (Fig. 35 und 36). — Die Furche, die später als Grenzfurche des Bulbus gegen die Kammer hin imponiert, bezeichnet nur die Stelle, bis zu welcher jeweilig die Unterminierung der Bulbuswand von der Kammer her vorgedrungen ist.

S u l c u s i n t e r v e n t r i c u l a r i s. Eine ganz neue Erscheinung ist beim Hühnchen das Auftreten einer Interventricularfurche, die äußerlich die Zone der Kammer bezeichnet, im Bereiche deren sich im Inneren die Kammerscheidewand entwickelt. Diese Furche ist zuerst an der ventralen Kammerfläche sichtbar und verläuft da, von der Furche zwischen Bulbus cordis und Canalis auricularis ausgehend, schief gegen den rechten Kammerrand, so zwar, daß die von ihr begrenzte rechte Kammerabteilung anfänglich überaus klein erscheint

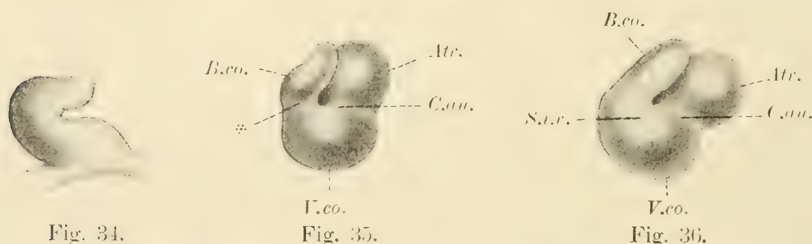


Fig. 34. Ventralansicht des Herzschlauches eines H ü h n e r e m b r y o von 40 Stdn.

Fig. 35. Ventralansicht des Herzens eines H ü h n e r e m b r y o von 2,1 mm Kopflänge (nach Greil). *Atr.* Vorkammer. *V.co.* Kammer. *B.co.* Bulbus cordis. *C.au.* Canalis auricularis.

Fig. 36. Ventralansicht des Herzens eines H ü h n e r e m b r y o von 3 mm Kopflänge (nach Greil). *S.i.v.* Sulcus interventricularis, übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 35.

(Fig. 36) und die Hauptmasse der Kammer der späteren linken Kammerabteilung angehört. — Indem jedoch die rechte Kammer sehr rasch an Ausdehnung zunimmt, verschiebt sich nicht nur der Bulbus mit seinem Anfangsstück, das ursprünglich ganz rechts gelegen ist, immer mehr gegen die Mitte der Kammer (Fig. 37 und 38), sondern es erleidet scheinbar auch die Interventricularfurche eine Verlagerung nach links hin. — Zugleich setzt sich diese Furche auch auf die Dorsalfläche der Kammer fort. — So finden wir später (Fig. 38) den größeren Anteil der ventralen Kammerfläche der rechten Kammerabteilung zugehörig, doch erinnert an das urspüngliche Verhalten auch am ausgebildeten Herzen noch der Umstand, daß die Herzspitze, die aus dem ursprünglich caudalsten Kammerabschnitte hervorgeht, stets dem linken Ventrikel angehört.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen der Kammerform erfolgt auch infolge der Ausdehnung der Kammer und der Formveränderung der Vorkammern eine Verlagerung des Canalis auricularis.

V e r l a g e r u n g d e s C a n a l i s a u r i c u l a r i s. Derselbe ist zunächst (Fig. 35 und 36) von der Ventralseite her sichtbar, links gelegen, während er später, zwischen Kammern und Vorkammern in die

Tiefe rückend (Fig. 37), scheinbar nach rechts hin verschoben wird und so mehr an die Dorsalseite der Mündung des Bulbus aus der Kammer zu liegen kommt, bis er schließlich vollständig (Fig. 38) zwischen Kammer und Vorkammer in der Tiefe verschwindet.

Einbeziehung des distalen Bulbusabschnittes in den Truncus arteriosus. So wie bei den Reptilien bleibt auch bei den Vögeln der Bulbus cordis als selbständiger Herzabschnitt nicht erhalten. — Sein proximaler Abschnitt wird vielmehr schon frühzeitig durch später zu schildernde Vorgänge in die Kammerabteilung einbezogen, während sein distaler Abschnitt durch gewebliche Veränderungen seiner Wand allmählich in dem proximalen Truncusabschnitte aufgeht. — Der Truncus arteriosus sondert sich dabei nicht, wie bei den Reptilien in 3, sondern wegen des bei den Vögeln frühzeitig erfolgenden Ausfalles des linken 4. Aortenbogens, nur in 2 Arterienrohre, eine Sonderung, welche äußerlich durch das Auftreten zweier am Truncus herabziehender paralleler, spiralig verlaufender Furchen angedeutet ist. — Während aber bei den Reptilien gewissermaßen ein einheitlicher Truncus bestehen bleibt, der nur in seinem Innern 3 durch Septen voneinander geschiedene Rohre beherbergt, schreitet die Sonderung bei den Vögeln noch weiter und führt dazu, daß der aus dem Bulbus hervorgegangene Truncusabschnitt in 2 vollkommen von einander getrennte, nur durch eine gemeinsame Pericardialumhüllung mit einander verbundene Arterienrohre, die Aorta und Pulmonalis, zerfällt.

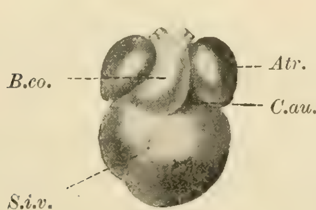


Fig. 37.

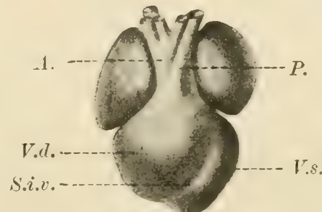


Fig. 38.

Fig. 37. Ventralansicht des Herzens eines Hühnerembryo von 5 mm Kopflänge (nach GREIL). Bezeichnungen wie bei Fig. 35 und 36.

Fig. 38. Ventralansicht des Herzens eines Hühnerembryo von 6,5 mm Kopflänge (nach GREIL). *A.* Aorta. *P.* Pulmonalis. *V.d.* rechte Kammer. *V.s.* linke Kammer. *S.i.v.* Sulcus interventricularis.

Einbeziehung des Sinus venosus in die rechte Vorkammer. Der Sinus venosus ähnelt, was seine Form und seine Lagebeziehungen anbelangt, in frühen Entwickelungsstadien sehr dem Sinus venosus der Reptilienembryonen. Er zeigt dann auch die typische Hufeisenform. — Später senkt sich jedoch das rechte Sinushorn immer mehr und mehr in die dorsale Wand der rechten Vorkammer ein und verschwindet so zunächst äußerlich und, wie später gezeigt werden soll, auch innerlich nahezu vollständig in derselben, das heißt es wird gewissermaßen in die rechte Vorkammer einbezogen, während das linke Sinushorn mit dem Sinusquerstück als Fortsetzung des linken Ductus Cuvieri, an der Dorsalwand der linken Vorkammer in unmittelbarer Nachbarschaft der Atrioventricularfurche nach rechts hin verlaufend, erhalten bleibt.

Ausgestaltung des Herzinneren. Das Herzinnere zeigt bei jungen Hühnerembryonen ähnliche Verhältnisse wie bei jungen Saurierembryonen. — Dies gilt sowohl mit Rücksicht auf die Endocardkissen des Auricularkanals, als auch bezüglich der Entstehung und Anordnung der Muskeltrabekel der Kammer. — Ebenso kommt es im Bulbus cordis zur Entwickelung der für diesen Herzabschnitt durchaus charakteristischen Bulbuswülste, die wir so wie bei den Sauriern, in proximale und distale scheiden können.

Die Bulbuswülste. Die proximalen B.-W. treten in der Dreizahl (A, B, C) wie bei Lacerta auf. — Dabei ist auch beim Hühnchen der proximale B.-W. C der schwächste und verschwindet frühzeitig wieder. — Dagegen beträgt die Zahl der zunächst auftretenden distalen B.-W. nur 3. — Die letzteren entsprechen ihrer Lage und ihren sonstigen Beziehungen nach den distalen B.-W. 1, 2 und 3 der Saurier (Fig. 39b). — Proximale und distale B.-W. sind jedoch beim Hühnchen nie scharf von einander getrennt, wie bei den Reptilien, sondern gehen gleich von vornherein, indem der Bulbus in seinen mittleren Partieen eine gleichmäßige Endocardverdickung seiner Innenwand zeigt, kontinuierlich in einander über. — Später setzt sich dann der distale B.-W. 1 in den proximalen B.-W. A und der distale B.-W. 2 in den proximalen B.-W. B. unmittelbar fort.

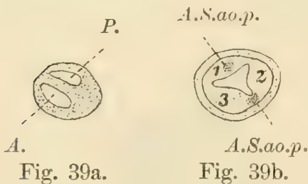


Fig. 39a. Fig. 39b.

Fig. 39a. Querschnitt durch den Truncus arteriosus eines Hühnerembryo von 5 mm Kopflänge (nach Greil). *A.* Aorta. *P.* Pulmonalis.

Fig. 39b. Querschnitt durch den Bulbus cordis desselben Embryo (nach Greil). *1, 2, 3* distale B.-W. 1, 2, 3. *A.s.ao.p.* Ausläufer des S. aortico-pulmonale.

Bildung des Septum aortico-pulmonale. Die Scheidung des Bulbusrohres in zwei Abteilungen beginnt nun auch hier, wie bereits Tonge (1870) gezeigt hat mit der Entstehung des Septum aortico, pulmonale, welches wie bei Lacerta von der cranialen Umrandung des Pulmonalisbogenursprunges aus unter leichter spiraler Drehung durch den Truncus arteriosus bis in den Bulbus herabwächst und hier mit zwei Ausläufern einerseits in den Bulbuswulst 1, andererseits zwischen B.-W. 2 und 3 (Fig. 39b) vordringt. — Indem nun der B.-W. 1 im Anschlusse an dieses Septum zwischen B.-W. 2 und 3 an die gegenüberliegende Bulbuswand anwächst und gleichzeitig das Gewebe des Truncusseptums in die so geschaffene Verwachsungsbrücke vordringt, setzt sich die Scheidung des Bulbusrohres in Aorten und Pulmonalisrohr proximalwärts fort. — Gleichzeitig erfolgt, indem das Gewebe der Truncuswand in die Bulbuswand einwächst und die Muskulatur der letzteren zu Grunde geht (also genau so wie bei Lacerta), die Umwandlung der distalen Abschnitte der Bulbuswand in Truncuswand. — Dabei vertiefen sich die äußerlich am Truncus auftretenden Furchen. — Das zuerst einfache S. aortico-pulmonale erfährt dann von diesen Furchen aus eine Spaltung, und so trennen sich die beiden aus dem Truncus und dem distalen Bulbusabschnitte entstandenen Arterienrohre von einander. — Noch bevor jedoch diese Trennung vollzogen ist, kommt es zur Entwickelung der Semilunarklappen.

Bildung der Semilunarklappen. Zunächst (Fig. 40) finden sich in jedes Arterienrohr vorspringend nur je 2 Bulbuswülste. — Der eine ist durch die bei der Septumbildung erfolgte Teilung des B.-W. 1 hervorgegangen (*1a* und *1b*), der zweite ist im Pulmonalisrohre der B.-W. 2, im Aortenrohre der B.-W. 3. — Zwischen diesen beiden Wülsten ist die Wand der Arterienrohre noch glatt. — Bald tritt jedoch auch hier in jedem Rohre ein sekundärer Wulst auf (Fig. 41), von denen der der Aorta zugehörige dem B.-W. 4 der Saurier entspricht, während der des Pulmonalisrohres (B.-W. 5) eine für das Vogelherz specifische Bildung darstellt (Greil). — Durch Aushöhlung dieser Bulbuswülste entstehen dann die 3 Semilunarklappen des Aorten und des Pulmonalisostiums[1]) (Fig. 42).

Das Septum aortico-pulmonale wächst jedoch noch über das Gebiet der Semilunarklappen proximalwärts aus, indem es in seiner Fortsetzung zur Verwachsung der proximalen B.-W. A und B kommt. — Dieser proximalwärts von den Semilunarklappen befindliche Abschnitt des Septums schließt dann, wie weiter unten gezeigt werden soll, an das inzwischen gebildete Ventrikelseptum an.



Fig. 40.

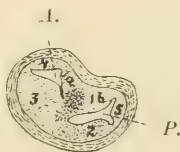


Fig. 41.



Fig. 42.

Fig. 40. Querschnitt durch den distalen Bulbusteil eines Hühnerembryo von 6,5 mm Kopflänge (nach Greil).

Fig. 41. Querschnitt durch den distalen Bulbusabschnitt eines Hühnerembryo von 7 mm Kopflänge (nach Greil).

Fig. 42. Querschnitt durch den Bulbus cordis eines Hühnerembryo von 8,5 mm Kopflänge in der Höhe der Anlagen der Semilunarklappen (nach Greil).

Schicksal des Auricularkanales, des proximalen Bulbusabschnittes und Anlage des Septum interventriculare. Während sich die geschilderten Umwandlungen im distalen Bulbusabschnitte vollziehen, kommt es wie bei den Reptilien infolge der mächtigen Ausweitung der Kammer zu einer Unterminierung sowohl der Wand des Canalis auricularis als auch der Wand des proximalen Bulbusabschnittes und dadurch zur allmählichen Einbeziehung dieser Herzabschnitte in die Kammer.

Zwischen Canalis auricularis und Bulbus findet sich äußerlich am Herzen eine tiefe Furche Fig. 36 und 37 (die Bulboauricularfurche,) der im Inneren eine deutlich vortretende Leiste (die Bulboauricularleiste) entspricht, welch letztere die Kammermündungen des Auricularkanales und des Bulbus von einander scheidet (Fig. 43a). Ventral läuft diese Leiste in die Kammerwand aus und hängt da mit einzelnen bogenförmigen, ihrem Verlaufe nach der Interventricularfurche entsprechenden plattigen Trabekelzügen zusammen, die von ihr aus zur

1) Die Verhältnisse der Entwickelung der Semilunarklappen hat Tonge (1870) bereits im wesentlichen richtig dargestellt, dagegen beruhen die Angaben Langer's (1895), daß ihre Bildung in ähnlicher Weise wie bei den Säugern erfolgen solle, auf einem Irrtum.

dorsalen Kammer und Canalis auricularis-Wand hinziehen, sich aber, trotzdem sie die erste Anlage der Kammerscheidewand bilden, noch wenig von anderen ähnlichen Trabekelzügen der Kammerwand unterscheiden (Fig. 44).

Indem nun die Bulboauricularleiste allmählich eine Höhenreduktion erfährt, verliert der Bulbus gewissermaßen seine gegen den Canalis auricularis zu gelegene linke Wand und kommuniziert hier somit direkt mit dem Spaltraume zwischen den Endocardkissen des Auricularcanales. — Gleichzeitig verbindet sich aber auch der proximale B.-W. A über dem ventralen Ausläufer der Bulboauricularleiste mit dem ventralen Endocardkissen (Fig. 43a). — Da nun, wie schon erwähnt, von der Kammer aus parallel mit ihrer Ausweitung eine Unterwühlung der ventralen Bulbus- und Canalis auricularis-Wand erfolgt, der kompakte ventrale Ausläufer der Bulboanricularleiste aber mit der Kammerwand in Verbindung bleibt (Fig. 43b), und indem sich ferner die mit diesem Ausläufer der Bulboauricularleiste in Verbindung stehenden Trabekellamellen der Kammer verdichten, entsteht ein von der ventralen zur

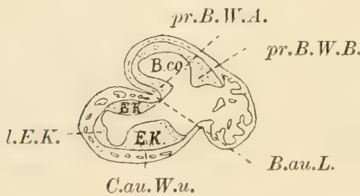


Fig. 43a.

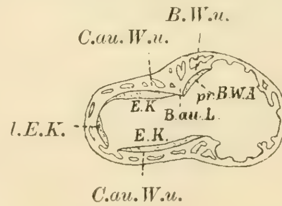


Fig. 43b.

Fig. 43a. Querschnitt durch das Herz eines Hühnerembryo von 5 mm Kopflänge in der Gegend der Bulbusmündung und des Auricularkanales (nach GREIL). *B.au.L.* Bulboauricularleiste. *B.co.* Bulbus cordis. *C.au.W.u.* unterminierte Wand des Canalis auricularis. *E.K.* Endocardkissen.

Fig. 43b. Querschnitt, durch dasselbe Herz näher der Herzspitze geführt (nach GREIL). *B.W.u.* unterminierte Bulbuswand, andere Bezeichnungen wie bei Fig. 43a.

dorsalen Kammerwand verlaufender plattenförmiger Trabekelzug. — Derselbe ist zunächst nur an seinem dem centralen Kammerhohlraum zugewendeten Rande dichter gefügt, in der Nachbarschaft seines Ansatzes an der Kammerwand besteht er nur aus spärlichen Bälkchen, zwischen denen hindurch die Räume der beiden Kammern noch mehrfach mit einander kommunizieren Fig. 44. — Erst viel später lagern sich auch die immer massenhafter sich entwickelnden Muskelbälkchen zu einer dichteren Masse aneinander (Fig. 45). — So wird also die Anlage der Kammerscheidewand aus dem ventralen Ausläufer der Bulboauricularleiste und aus an denselben sich anschließenden Trabekelzügen der Kammerwand gebildet (GREIL). — Da aber an den ventralen Ausläufern der Bulboauricularleiste die den proximalen B.-W. A tragenden Reste der unterminierten Bulbuswand anstoßen (Fig. 43b), wird es verständlich, daß wir später den Ausläufer dieses Bulbuswulstes am rechten Abhange des ventralen Abschnittes des Septum interventriculare gelegen finden.

B i l d u n g d e s S e p t u m a t r i o r u m. Inzwischen hat sich aber auch die Vorkammerscheidewand angelegt. — Sie entsteht in ganz ähnlicher Weise wie bei Lacerta (Fig. 44) und verbindet sich, wie dort, schließlich

mit der Mitte der mit einander verschmolzenen Endocardkissen des Ostium atrioventriculare (Fig. 45) [Lindes 1865, Masius 1889]. — Zu gleicher Zeit erfolgt aber auch eine Verschiebung der Bulbusmündung nach links hin, so daß dieselbe zum



Fig. 44.

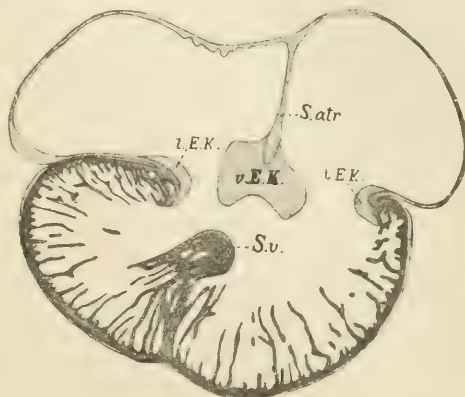


Fig. 45.

Fig. 44. Frontalschnitt durch das Herz eines Hühnerembryo von 106 Stunden. *S.atr.* S. atriorum. *O.a.v.c.* Ostium atrioventriculare commune. *S.v.* S. interventriculare.

Fig. 45. Frontaldurchschnitt durch das Herz eines Hühnerembryo von 9 mm Kopflänge. *v.E.K.* verschmolzene Endocardkissen. *l.E.K.* laterale Endocardkissen. *S.atr.* S. atriorum. *S.v.* S. interventriculare.

Teil ventral vor die verschmolzenen Endocardkissen der Atrioventricularöffnung zu liegen kommt (Fig. 46) und es so möglich wird, daß sich der rechte ventrale Abschnitt dieser Endocardkissen mit dem an der rechten Umgrenzung der Bulbusmündung gelegenen proximalen B.-W. B verbinden kann (Fig. 46a). — Dabei befindet sich der konkave freie Rand des S. interventriculare, welcher gegen die verschmolzenen Endo-

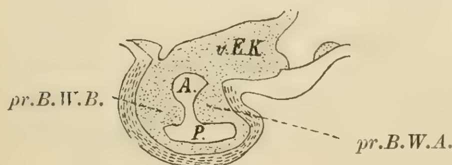


Fig. 46a.

Fig. 46a. Querschnitt durch den proximalsten Bulbusabschnitt des Herzens eines Hühnerembryo von 6,5 mm Kopflänge (nach Greil). *A.* Aorta. *P.* Pulmonalis. *v.E.K.* verschmolzene Endocardkissen.

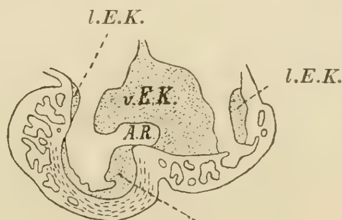


Fig. 46b.

Fig. 46b. Durchschnitt durch dasselbe Herz näher der Herzspitze (nach Greil). *A.R.* Aortenrinne der verschmolzenen Endocardkissen. *l.E.K.* laterale Endocardkissen.



Fig. 46c.

Fig. 46c. Durchschnitt durch dasselbe Herz noch weiter herzspitzenwärts (nach Greil). Bezeichnungen wie bei Fig. 46a und b. *u.B.W.* unterminierte Bulbuswand. *B.au.L.* Bulboauricular-Leiste.

cardkissen zu vorwächst, gegenüber dem rechten Rande der letzteren (Fig. 45) und beginnt auch bereits von der Dorsalseite her mit diesem Rande zu verschmelzen. — Dadurch wird die früher weite Kommunikationsöffnung zwischen den beiden Kammerabteilungen, das Foramen interventriculare, beträchtlich verengert. — Die Folge davon ist aber, daß sich die bei der Systole aus der linken Kammer ausgetriebene Blutmasse in dem über dem Foramen interventriculare befindlichen ventralen Abschnitte der überaus plastischen Endocardkissen eine Rinne gräbt (Fig. 46b), die in die dorsal von den beiden proximalen Bulbuswülsten befindliche Aortenabteilung des Bulbusrohres (Fig. 46a) hinüberleitet. — Indem sich nun der das Bulbusostium nach rechts hin überragende, ventrale Teil der verschmolzenen Endocardkissen immer weiter herzspitzenwärts mit der rechten Umrandung des Bulbusostiums und dem da befindlichen proximalen B.-W. B verbindet, erfährt die dorsale Wand des Aortenrohres des Bulbus durch diesen Teil des Endocardkissens eine Verlängerung, wodurch zugleich der obere, an das Gebiet des Ostium atrioventriculare dextrum angrenzende Teil des Ostium bulbi gegen dieses Ostium abgeschlossen und so eine ventrale Umgrenzung des Ostium atrioventriculare dextrum gebildet wird.

Definitive Scheidung der beiden Kammern. Indem nun die beiden proximalen B.-W., von denen der proximale B.-W. A, wie früher erwähnt wurde, an dem rechten Abhange des ventralen Abschnittes des Randes des Septum interventriculare ausläuft, miteinander und mit dem oben erwähnten Abschnitte der Endocardkissen verwachsen, wird nicht nur im proximalen Bulbusabschnitte das Aortenrohr vom Pulmonalisrohre geschieden, sondern es wird auch die bis dahin noch bestehende Kommunikation zwischen den beiden Kammern aufgehoben, wobei jedoch das Foramen interventriculare erhalten bleibt und zur Bildung des Aortenconus der linken Kammer Verwendung findet (LINDES 1865, MASIUS 1889).

Einbeziehung des proximalen Abschnittes des Bulbus cordis in die Kammerabteilung. In der Zwischenzeit macht die Unterwühlung der Bulbuswand von der Kammer her immer weitere Fortschritte (Fig. 46b und c), und schließlich führt dieser Prozeß zu einer fast vollständigen Zerstörung der vorher unterminierten Wand, so daß schließlich der proximale Abschnitt des Bulbus bis an die Semilunarklappen heran, in die Kammerabteilung des Herzens aufgenommen erscheint (GREIL).

Septum ventriculorum. Die nunmehr komplete Kammerscheidewand besteht jedoch anfänglich nur in den aus dem ursprünglichen Septum interventriculare gebildeten Teilen aus Muskulatur, im übrigen ist sie, soweit sie aus Teilen der Endocardkissen und der proximalen B.-W. hervorgegangen ist, aus Bindegewebe aufgebaut. — Sehr bald wachsen jedoch auch in diese bindegewebigen Teile der Scheidewand aus der Nachbarschaft Muskelmassen ein, so daß am ausgebildeten Herzen rein bindegewebige Teile der Kammerscheidewand nicht mehr bestehen.

Bildung der Atrioventricularklappen. Was die Bildung der Atrioventricularklappen anbelangt, so ist zu bemerken, daß sich, so wie bei Lacerta, nicht nur an der ventralen und dorsalen Wand des Auricularkanales Endocardkissen als primärer Klappenapparat ent-

wickeln, sondern daß auch an den seitlichen Wandungen dieses Herzabschnittes sekundäre, allerdings schwächere Endocardpolster, die lateralen Endocardkissen (Fig. 45, 46) entstehen. — Am linken Ostium venosum entwickelt sich nun aus dem links vom Ansatze des S. atriorum befindlichen Abschnitte der verschmolzenen Endocardkissen, welcher ventral und dorsal mit der in Resten erhaltenen Wand des Canalis auricularis zusammenhängt, der septale oder Aortenzipfel dieses Ostiums. — Aus dem lateralen Endocardkissen und Partieen der zugehörigen unterwühlten Canalis auricularis-Wand entsteht der marginale Zipfel der Klappe, während aus den die Reste der unterwühlten Ohrkanalwand mit der Kammerwand verbindenden Muskeltrabekeln die Papillarmuskeln der Klappen sich entwickeln.

Am rechten Ostium atrioventriculare unterbleibt die Bildung einer septalen Klappe vollständig, da es, indem sich das Septum interventriculare mit dem rechten Rande der verschmolzenen Endocardkissen verbindet, an Material zur Bildung einer solchen Klappe fehlt. — Die Muskelklappe dieses Ostiums aber entsteht zum größten Teile aus dem unterminierten, diesem Ostium zugehörigen Wandabschnitte des Auricularkanales, zum kleineren Teile aus der ventralen, sekundär gebildeten Wand (vgl. p. 44) dieses Ostiums, in die, nachdem sie ursprünglich aus rein endocardialem Gewebe bestand, von der Wand des Auricularkanales her und aus dem Septum ventriculorum Muskulatur eingewachsen ist. — Der große, die Muskelklappe beherrschende, von der ventralen Kammerwand entspringende Papillarmuskel aber ist möglicherweise ein Rest der unterminierten, im übrigen vollständig zerstörten Bulbuswand. — Das laterale Endocardkissen des Ostium atrioventriculare dextrum bildet sich bis auf unscheinbare der Muskelklappe aufsitzende Reste zurück.

Bezüglich der Vorkammerscheidewand sei noch hervorgehoben, daß dieselbe, so wie bei den Reptilien, sehr bald zahlreiche Perforationsöffnungen aufweist, von denen die eine oder die andere größere Dimensionen erlangen kann (Lindes 1865, Masius 1889). — Diese Lücken schließen sich vollständig erst nach der Geburt.

Die Sinusklappen und ihr Schicksal. An der Mündung des Sinus venosus in die Vorkammer entstehen zwei ähnliche Klappenfalten, die in einen Spannmuskel auslaufen, wie bei den Sauriern. — Eine weitere Ausgestaltung erfährt jedoch der Sinus venosus bei den Vögeln dadurch, daß der Sporn zwischen der Mündung des Sinusquerstückes und der hinteren Hohlvene in den gemeinschaftlichen Sinusraum sich in der Richtung gegen die rechte Sinusklappe hin verlängert und das sogenannte Sinusseptum (Röse 1888) bildet, welches schließlich mit der rechten Sinusklappe verwächst. — Ist nun das rechte Sinushorn so weit in die Vorkammer hineingerückt (vgl. p. 39), daß es äußerlich als abgrenzbarer Herzteil verschwindet, so werden auch die beiden Sinusklappen niedriger und können entweder in diesem Zustande erhalten bleiben, wie bei den Cursores (Röse 1888), oder es kann der die Mündung des Sinusquerstückes begrenzende Abschnitt der rechten Sinusklappe schwinden und so dieses allein eine selbständige Mündung in den Vorhof gewinnen, oder endlich es können die Sinusklappen so weit reduciert werden, daß alle drei großen Venenstämme getrennt in die Vorkammer münden. — In dem letzteren Falle kann man dann, wenn auch keine Reste der Sinusklappen erhalten bleiben, doch von einer vollständigen Einbe-

ziehung des gemeinschaftlichen Sinusraumes in den rechten Vorhof sprechen.

Mündung der Lungenvene. Die Lungenvene mündet, wie bei den Sauriern, von vornherein als einfacher Stamm in die linke Vorkammer, an der linken Seite des Septum atriorum und behält diese Beziehung auch dauernd bei.

Säuger.

So wie das fertig gebildete Säugerherz in den meisten wesentlichen Punkten seiner Organisation mit dem Herzen des ausgebildeten Vogels übereinstimmt, so sehen wir auch seine Entwickelung in allen wichtigeren Punkten in ähnlicher Weise sich vollziehen wie beim Vogel. — Diese Aehnlichkeit des Entwickelungsganges ist jedoch nur zum Teil auf von gemeinsamen Vorfahren ererbte Anlagen zurückzuführen, zum Teil handelt es sich dabei gewiß um weitgehende Konvergenzerscheinungen.

Eine genaue Kenntnis der Entwickelungsvorgänge am Säugerherzen verdanken wir den grundlegenden und ziemlich erschöpfenden Untersuchungen von BORN, die der folgenden Darstellung hauptsächlich zu Grunde gelegt sind.

Entwickelung der äußeren Form des Säugerherzens. Die Krümmung des Herzschlauches beginnt beim Kaninchen ungemein frühzeitig, noch bevor seine paarigen Anlagen ihrer ganzen Länge nach mit einander verschmolzen sind. — Wie bei allen übrigen Wirbeltieren behält dabei das caudale Ende des Herzschlauches seine ursprüngliche Lage ventral vom Darme bei, während sich seine übrigen Abschnitte in Form einer Schleife ventral vor dasselbe lagern. — An dieser Schleife, die man gewöhnlich als Ventrikelschleife bezeichnet, kann ein caudalwärts absteigender, links gelegener und ein rechts befindlicher, aufsteigender Schenkel, die durch ein kurzes Querstück miteinander in Verbindung stehen, unterschieden werden. — Der aufsteigende Ventrikelschenkel, welcher sich zuerst etwas medianwärts wendet, um schließlich dorsalwärts umzubiegen, geht in den noch ganz kurzen Truncus arteriosus über.

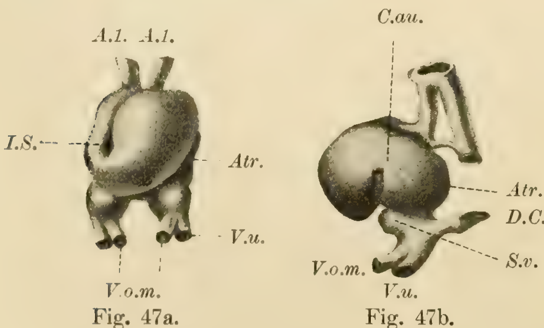


Fig. 47a. Fig. 47b.

Fig. 47a. Ventralansicht des Herzens eines Kaninchenembryo von 0,95 mm Kopflänge (nach BORN). *I.S.* Interventricularspalte. *Atr.* Vorkammer. *V.o.m.* V. omphalo-mesent. *V.u.* V. umbilicalis. *A.1* 1. Aortenbogen.

Fig. 47b. Seitenansicht desselben Herzens (nach BORN). *D.C.* Ductus Cuvieri. *C.au.* Canalis auricularis. *S.v.* Sinus venosus; übrige Bezeichnungen wie in Fig. 47a.

Sonderung des Herzschlauches in einzelne Abteilungen. Bei Kaninchenembryonen vom 9. Tage, bei denen diese Verhältnisse deutlich zu erkennen sind (Fig. 47a und b), zeigt sich auch bereits die erste Andeutung der Sonderung des Herzschlauches

in seine einzelnen Abschnitte, indem an seinem Venenende, in das jederseits die V. omphalo-mesenterica, V. umbilicalis und der Ductus Cuvieri münden (Fig. 47b), von links her einschneidend, eine Furche auftritt, die, später ringförmig werdend, den Sinus venosus von der Vorkammer sondert. — Die letztere, welche sich bereits deutlich nach beiden Seiten hin, stärker aber zuerst nach links auszudehnen beginnt, hängt durch ein kurzes verjüngtes Uebergangsstück, den Canalis auricularis, mit dem absteigenden Ventrikelschenkel zusammen. Die beiden Ventrikelschenkel sind durch eine tiefe Furche, die sogenannte Interventricularspalte, von einander geschieden. — In dem rechten aufsteigenden Ventrikelschenkel sehen wir mit Greil, wegen der später an seiner Innenwand auftretenden Endocardwucherungen, den dem Bulbus cordis der Anamnier und Sauropsiden entsprechenden Herzabschnitt, doch ist derselbe weder zu dieser Zeit noch später äußerlich von der eigentlichen Kammerabteilung des Herzens deutlich abgrenzbar.

Bald wird nun die Abgrenzung des Sinus venosus gegen den Vorhof zu deutlicher, indem die Grenzfurche auch rechterseits erscheint. — Die Ausdehnung der Vorhofsabteilung schreitet rasch auch nach rechts hin vor (Fig. 48b) und zu beiden Seiten des Bulbus

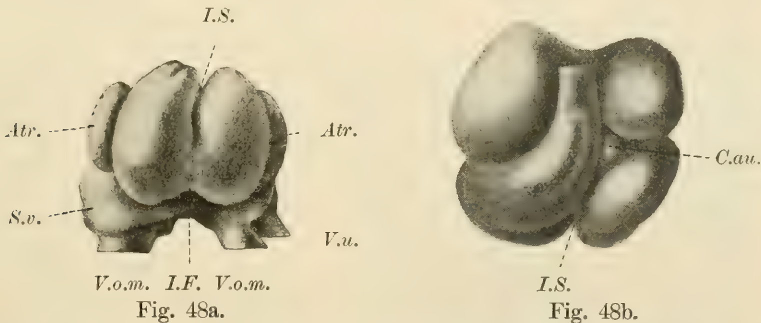


Fig. 48a. Fig. 48b.

Fig. 48a. Herz eines Kaninchenembryo von 2,5 mm Kopflänge. Ventralansicht (nach Born). *I.F.* Interventricularfurche; übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 47.

Fig. 48b. Ansicht desselben Herzens von der cranialen Seite her (nach Born). Bezeichnungen wie bei Fig. 47 und 48a.

cordis vortretende Ausladungen derselben bilden die Anlagen der Herzohren. — Auch der Canalis auricularis erscheint infolge der Ausdehnung der Vorkammer und der Ventrikelschleife deutlicher gesondert.

Veränderungen der beiden Ventrikelschenkel und Bildung der Interventricularfurche. Die Ausweitung der letzteren betrifft jedoch mehr ihr Querstück und ihren aufsteigenden Schenkel. — Indem sie weitere Fortschritte macht, schiebt sich der rechte Ventrikelschenkel immer weiter vor (Fig. 48b), wodurch die Interventricularspalte medianwärts verlagert wird. — Auch verkürzt sich die letztere, indem die einander zugekehrten Flächen der Ventrikelschenkel miteinander verschmelzen und so das Ventrikelquerstück immer höher wird. — Zu gleicher Zeit beginnt sich aber auch an diesem Querstücke, von der Interventricularspalte ausgehend und ihr gegenüber, eine Furche, die Interventricularfurche (Fig. 41 a) zu ent-

wickeln. — Nun kann bereits von einer rechten und linken Kammerabteilung gesprochen werden. — Die erstere übergeht, konisch sich verjüngend, ohne deutliche Grenze in den Bulbus cordis.

Verlagerung des Auricularkanales. In der Folge wird der sich verbreiternde Auricularkanal zwischen der sich mächtig ausdehnenden linken Kammer und der Vorkammerabteilung in der Tiefe der Atrioventricularfurche versenkt und zugleich nach rechts hin verlagert, wobei sich seine Wand der Bulbuswand innig anlegt. — Ist dann die Reduktion der Interventricularspalten weit genug vorgeschritten (Fig. 49), so geht die dorsale Wand des Bulbus linkerseits unmittelbar in die Wand des Canalis auricularis über, und es wandelt sich so die Interventricularspalte in eine Bulboauricularfurche, wie wir sie bei den Sauropsiden fanden, um (GREIL).

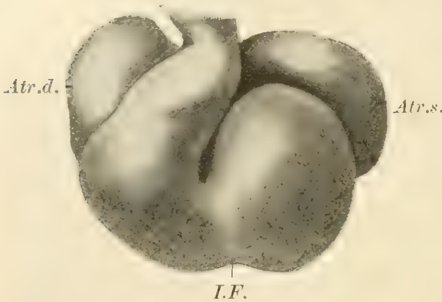


Fig. 49. Ventralansicht des Herzens eines Kaninchenembryo von 2,66 mm Kopflänge (nach BORN). Bezeichnungen wie bei Fig. 48.

An der dorsalen Wand der Vorkammerabteilung ist inzwischen dort, wo dieselbe durch einen Rest des Mesocardium posterius mit der Lungenanlage in Verbindung steht, eine sagittal verlaufende Rinne entstanden, die, mit der durch die Anlagerung des Bulbus an den Vorhof entstandenen Rinne zusammenfließend, die Vorkammerabteilung äußerlich in eine rechte und linke geteilt erscheinen läßt (Fig. 50).

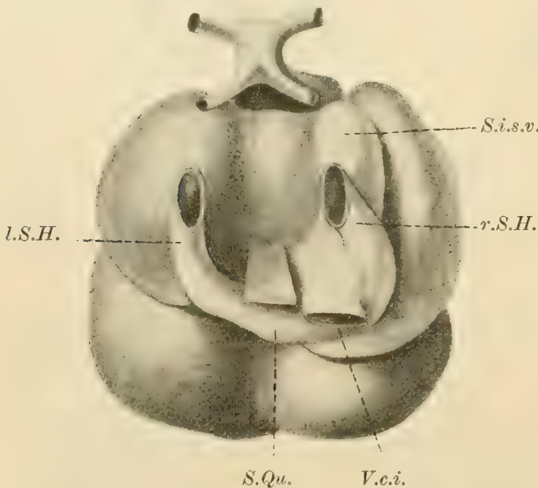


Fig. 50. Dorsalansicht des Herzens eines Kaninchenembryo von 3,4 mm Kopflänge (nach BORN). *l.*, *r.S.H.* linkes, rechtes Sinushorn. *S.Qu.* Sinusquerstück. *V.c.i.* V. cava inferior. *S.i.s.v.* Spatium intersepto-valvulare.

Lageverschiebung der Vorkammerabteilung und des Sinus venosus. Dabei ändert dieselbe der Kammer gegenüber ihre Lage in der Weise, daß sie sich ihr gegenüber cranialwärts erhebt oder aufklappt (BORN 1889) [vgl. Fig. 48a und Fig. 49], eine Lageveränderung, die mit der Caudalwärtsverlagerung des ganzen Herzens zusammenhängt und durch die stärkere Verschiebung der Kammerabteilung in caudaler Richtung bedingt ist, die aber auch eine Lageveränderung des Sinus venosus der Vorkammerabteilung gegenüber zur Folge hat.

Der Sinus venosus, der nämlich früher der caudalen Wand der Vorkammer aufsaß und in den die beiden Ductus Cuvieri in dorsoventraler Richtung einmündeten, stellt sich nun immer mehr in eine frontale Ebene ein, so daß er später der dorsalen Vorhofswand anliegt und die beiden Ductus Cuvieri einen immer stärker craniocaudal gerichteten Verlauf annehmen. — Indem dann die Mündungsstücke der linken und rechten V. umbilicalis, sowie der V. omphalo-mesenterica sinistra obliterieren, nimmt der Sinus die typische Hufeisenform an, wie sie bei den Sauriern zeitlebens erhalten bleibt (Fig. 50).

Sinushörner und Sinusquerstück. Die beiden die Ductus Cuvieri aufnehmenden Schenkel des Sinus werden dann als Sinushörner, der quere Abschnitt zwischen beiden aber als Sinusquerstück bezeichnet. — Die hintere Hohlvene die hier aus der V. omphalomesenterica dextra hervorgegangen ist, mündet (Fig. 50) an der Zusammenflußstelle von rechtem Sinushorn und Sinusquerstück so, daß sich ihre Mündung von vornherein unmittelbar cranialwärts von dieser Zusammenflußstelle befindet.

Allmählich wird nun die Form des Herzens der des definitiven Zustandes immer ähnlicher. — Am distalen Abschnitte des Bulbus treten, wie beim Vogelherzen, 2 spiralige Furchen auf (Fig. 51), die die Scheidung derselben in Aorten- und Pulmonalisrohr äußerlich andeuten, während der proximale Bulbusabschnitt hauptsächlich in dem als Conus arteriosus der rechten Kammer bezeichneten Herzabschnitte aufgeht. — Kammer und Vorkammer dehnen sich immer mehr aus, und die letzteren umfassen, indem sie sich noch weiter aufrichten, mit den beiden Herzohren, die aus dem distalen Bulbusabschnitte hervorgegangene Aorta und Pulmonalis (Fig. 51).

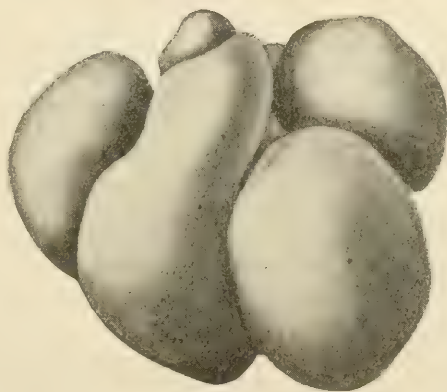


Fig. 51. Ventralansicht des Herzens eines Kaninchenembryo von 5,8 mm Kopflänge (nach Born).

Einbeziehung des rechten Sinushornes in den rechten Vorhof. Das rechte Sinushorn senkt sich wie beim Hühnchen in die dorsale Wand des rechten Vorhofes ein, bis es äußerlich nicht mehr nachweisbar ist, während das die Herzwandvenen aufnehmende Sinusquerstück und das linke Sinushorn beim Kaninchen und einigen anderen Säugern zeitlebens erhalten bleibt.

Schicksal des linken Sinushornes. Beim Menschen und bei vielen anderen Säugetieren obliteriert jedoch der linke Ductus Cuvieri und mit ihm das linke Sinushorn bis zu jener Stelle, an welcher in das letztere die erste Herzwandvene mündet (Marshall), so daß also bei diesen Formen nur das Sinusquerstück als Sinus coronarius cordis erhalten bleibt.

Einbeziehung des Lungenvenenstammes in den linken Vorhof. So wie sich die rechte Vorkammer durch die Auf-

nahme des rechten Sinushornes und des gemeinsamen Sinusraumes vergrößert, so erfolgt auch eine Vergrößerung der linken Vorkammer dadurch, daß der sich ausdehnende kurze Lungenvenenstamm in sie aufgenommen wird. — Diese Aufnahme oder Einbeziehung ist entweder eine partielle, dann mündet auch im fertigen Zustand der verkürzte Lungenvenenstamm in die Vorkammer, oder sie ist eine totale, dann geht der Lungenvenenstamm ganz in der Vorkammer auf, und es münden in die letztere seine primären Aeste, oder aber es wird nicht nur der Lungenvenenstamm selbst, sondern auch seine primären Aeste in die Vorkammer einbezogen. — Das letztere ist beim Menschen der Fall, wo schließlich nicht eine Lungenvene, wie ursprünglich, sondern vier in den linken Vorhof münden (F. Schmidt 1870).

Ausgestaltung des Herzinneren. Was die Ausgestaltung des Herzinneren anbelangt, so soll mit der Schilderung der den Sinus venosus und die Vorkammerabteilung betreffenden Veränderungen begonnen werden. — So wie die Sonderung dieser beiden Herzabteilungen äußerlich zuerst durch eine von links her einschneidende Furche eingeleitet wird, so schiebt sich im Inneren zuerst eine solide Wandfalte von links her vor, die die Sinusmündung des Vorhofes verengend, dieselbe schließlich ganz der rechten Vorhofsabteilung zuweist.

Bildung der Sinusklappen und des Septum spurium. Nun tritt auch an der rechten Umrandung der Sinusmündung eine Wandfalte auf, die rasch plattenförmig vorwächst und ihr gesellt sich von der linken Umrandung der Sinusmündung sich entwickelnd, eine zweite ähnliche, aber nicht so stark vorspringende Falte zu. — Damit sind die beiden Sinusklappen gebildet. — Sie vereinigen sich etwas später an der dorsalen Wand der Vorkammer zu einer plattenförmigen Leiste die auf die craniale Wand der Vorkammer übergreift. — Diese zu einer Platte auswachsende Leiste ist das Septum spurium von His. — Es entspricht dem Spannmuskel der Sinusklappen der Sauropsiden (Röse 1889).

Bildung des Septum atriorum. Während sich aber die Sinusklappen und das Septum spurium entwickeln und immer höher werden, so daß die Sinusmündung immer mehr eine Spaltform annimmt (Fig. 52), und sich bei der Erhebung der Vorkammerabteilung auf deren Dorsalwand verschiebt, entsteht links von ihr, von der Dorsalwand der Vorkammer aus, entsprechend der früher erwähnten (p. 48) rinnenförmigen Einziehung an ihrer äußeren Oberfläche, später auf die craniale Wand übergreifend, eine Leiste, die allmählich zur halbmondförmigen Platte des Septum atriorum (Septum I von Born) auswächst. — Dasselbe entsteht also ganz ähnlich wie bei den Sauropsiden. — An seiner linken Seite findet sich, kaum daß es entstanden ist, die Mündung der Lungenvene. — Der freie Rand des Septums, der eine Endocardverdickung trägt, ist dabei zuerst gegen den rechten Rand der Mündung des Ohrkanales gerichtet, an dessen Wand sich inzwischen in derselben Lage wie bei den Sauropsiden die beiden Endocardkissen entwickelt haben.

Verbindung des Septum atriorum mit den Endocardkissen des Auricularkanales. Indem nun das Septum atriorum immer weiter vorwächst und sich gleichzeitig, infolge der früher geschilderten Verschiebungen der einzelnen Herzteile gegeneinander,

die Vorhofsmündung des Ohrkanales verbreitert und nach rechts hin verschoben hat, verbinden sich zuerst die beiden Ausläufer des Vorkammerseptums mit den Endocardkissen (Fig. 52) und hierauf verschmelzen diese mit ihren einander zugekehrten Flächen miteinander und in ihrer Mitte mit dem freien Rande des Septum atriorum. — So wird also genau so wie bei den Sauropsiden eine Trennung der beiden Vorkammerabteilungen voneinander durchgeführt und zugleich die Teilung des ursprünglich einheitlichen Ostium atrioventriculare in die beiden Ostia venosa erzielt.

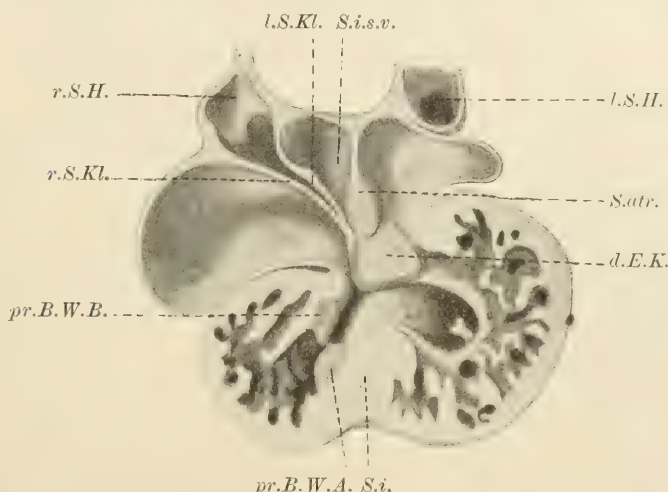


Fig. 52. Durchschnitt durch das Herz eines Kaninchenembryo von 5,8 mm Kopflänge. Höhlenansicht (nach Born). *r., l.S.H.* rechtes, linkes Sinushorn. *r., l.S.Kl.* rechte, linke Sinusklappe. *pr.B.W. A, B* proximaler Bulbuswulst A, B. *d.E.K.* dorsales Endocardkissen. *S.atr.* Septum atriorum. *S.i.s.v.* Spatium intersepto-valvulare. *S.i.* Septum interventriculare.

Bildung der Foramen ovale. Während aber das Septum atriorum herabwächst, und noch bevor es sich mit den Endocardkissen verbunden hat, treten in ihm entweder wie bei den Monotremen (Hochstetter A. 1896) und Marsupialiern (Röse 1889) zahlreiche Perforationslücken auf, oder es kommt an seiner Wurzel wie beim Menschen, Kaninchen (Born) und wohl den meisten Placentaliern zur Ausbildung einer einheitlichen größeren Oeffnung, dem Foramen ovale (F. ov. II Born), neben der übrigens (Born, Röse) auch noch kleinere Oeffnungen vorkommen können.

Während sich aber bei den Monotremen und Marsupialiern die zahlreichen Perforationsöffnungen wie bei den Sauropsiden durch Endocardwucherungen (Röse 1889) schließen, erfolgt der Verschluß des Foramen ovale beim Menschen und Kaninchen in anderer Weise.

Bildung des Limbus Vieussenii und Abschluß des Foramen ovale. Etwas rechts von der Stelle nämlich, an welcher das Septum atriorum hervorgewachsen ist, entsteht eine sichelförmige Leiste, die plattenartig vorwachsend das Foramen ovale einengt (Fig. 58). Diese zweite Scheidewandbildung (S. II von Born)[1]) schiebt sich nun

1) Von Röse Limbus Vieussenii genannt.

an der rechten Seite des das Foramen ovale begrenzenden Randes des Septum atriorum (Valvula foraminis ovalis der Autoren) vor und überdeckt so das Foramen ovale schließlich vollständig. — Nach der Geburt verwächst sie dann in der Regel mit den ihr anliegenden Teilen des Septum atriorum zur einheitlichen Vorkammerscheidewand der ausgebildeten Form.

Das Spatium intersepto-valvulare. In der Zwischenzeit sind nun in dem Maße, als sich das rechte Sinushorn immer mehr in den rechten Vorhof hineinsenkt. die Sinusklappen und das Septum spurium so mächtig vorgewachsen daß sie mit dem Septum atriorum einen als Spatium intersepto-valvulare (RÖSE) bezeichneten Raum (Fig. 52) des rechten Vorhofes, der auch äußerlich durch eine leichte Wandausbuchtung (Fig. 50) sich kennzeichnet, abgrenzen. —

Bildung des Sinusseptums. Im Sinus selbst hat sich dann wie bei den Vögeln von links her das Sinusseptum entwickelt, welches, indem es sich mit der rechten Sinusklappe verbindet, in dem nun von den beiden Sinusklappen begrenzten, gewissermaßen in die rechte Vorkammer eingestülpten Sinusraume, die Mündung des Sinusquerstückes vor der der hinteren Hohlvene scheidet. — Die Mündung des rechten Ductus Cuvieri (V. cava superior dextra) entfernt sich nun von derjenigen der hinteren Hohlvene, und das Spatium interseptovalvulare wird immer enger.

Rückbildung der Sinusklappen und des Septum spurium. Die endgiltige Einbeziehung des Sinus venosus in den rechten Vorhof erfolgt dann in ähnlicher Weise wie bei den Vögeln, indem das Septum spurium und die Sinusklappen immer niedriger werden und schließlich nahezu vollständig schwinden wie beim Kaninchen, oder indem, wie beim Menschen, die niedrig gewordene linke Sinusklappe und das Septum spurium mit dem Septum atriorum verschmelzen, während die rechte Sinusklappe in der Umgebung der Mündung der oberen Hohlvene vollkommen schwindet, und sich Reste ihres durch das Sinusseptum geteilten niedriger gewordenen caudalen Abschnittes an der rechten Seite der Mündung des Sinus coronarius cordis und der hinteren Hohlvene als Valvula Thebesii und Eustachii erhalten.

Reste beider Sinusklappen finden sich an der Mündung aller 3 Venen in dem rechten Vorhof bei den Monotremen (RÖSE 1890, HOCHSTETTER 1896). — Reste beider Sinusklappen an der Mündung der hinteren Hohlvene finden sich bei Edentaten (BORN 1889, RÖSE 1890), bei Insectivoren (GROSSER 1896) und beim Biber (BORN 1889).

Noch am ausgebildeten Herzen läßt sich übrigens die durch Einbeziehung des Sinus venosus entstandene Wandstrecke des Vorhofes an ihrer glatten Beschaffenheit erkennen. — Ebenso fehlen im linken Vorhofe an den durch die Einbeziehung des Lungenvenusstammes entstandenen Wandpartieen die Musculi pectinati.

Bildung der Endocardkissen des Auricularkanales und der Bulbuswülste. Bei Kaninchenembryonen beginnt am 10. Tage die Bildung der beiden Endocardkissen des Auricularkanales, am 11. die Entstehung von Muskeltrabekeln im absteigenden und queren Schenkel der Ventrikelschleife. — Gleichzeitig legt sich in diesen Kammerteilen das Endocard an das Myocard an. — Am aufsteigenden Ventrikelschenkel dagegen ist am 11. Tage die Muskelwand

noch kompakt, und sein Endocardrohr steht weit von ihr ab, doch beginnen sich von ihm aus bereits subendocardiale Zellanhäufungen, als erste Anlagen der Bulbuswülste zu entwickeln (Fig. 53) und den Zwischenraum zwischen Endocard und Myocard auszufüllen. — Aehnliche Endocardwucherungen haben wir früher als für den Bulbus cordis der übrigen Vertebraten charakteristische Bildungen kennen gelernt und müssen daher mit GREIL den ganzen durch diese Bildungen ausgezeichneten aufsteigenden Ventrikelschenkel als den dem Bulbus cordis niederer Vertebraten entsprechenden Abschnitt des Säugerherzens betrachten und bezeichnen, der freilich gewissermaßen schon in statu nascendi in die Kammerabteilung aufgenommen zu werden beginnt.



Fig. 53. Längsschnitt durch den aufsteigenden Ventrikelschenkel des Herzens eines Kaninchenembryo vom 11. Tage.

Noch ist es nämlich im Bulbus cordis nicht zur Ausbildung vortretender Bulbuswülste gekommen, und schon greift die Trabekelbildung der Kammer auch gegen seine rechte Wand zu vor und trennt so die an seiner ventralen und dorsalen Wand befindlichen Endocardverdickungen von einander. — In diesen so voneinander getrennten, am meisten gegen die Kammer zu vorgeschobenen Endocardlagen sehen wir die den ähnlich gelagerten proximalen Bulbuswülsten A und B der Sauropsiden entsprechenden Bildungen.

Veränderungen im Gebiete des Foramen interventriculare. Indem die Interventricularspalte immer seichter wird, wird das die beiden Ventrikelschenkel verbindende Foramen interventriculare immer höher, wodurch seine craniale Umgrenzung der Kammeröffnung des Auricularkanales, die sich inzwischen allmählich nach rechts hin verschiebt, immer näher rückt und dieselbe schließlich erreicht. — Die der Interventricularspalte entsprechende, gegen das Foramen interventriculare zu vorspringende Leiste wird in demselben Maße immer niedriger und bildet schließlich die Grenze zwischen der Bulbuswand und der Wand des Canalis auricularis, sie kann dann als Bulboauricularleiste bezeichnet werden, da sie mit Rücksicht auf ihre nachbarlichen Beziehungen derselben Leiste der Sauropsiden entspricht (GREIL).

Anlage des Septum interventriculare. In dem Maße aber, als das Foramen interventriculare an Höhe zunimmt, tritt entsprechend der inzwischen aufgetretenen Interventricularfurche im Innern der Kammer eine solide Muskelleiste auf, die das Foramen interventriculare wieder einengt. — Es ist das die erste Anlage des Kammerseptums. Neben ihr buchten sich die beiden Kammerhälften caudalwärts immer mehr aus, wodurch das S. interventriculare so, wie durch eignes Wachstum, rasch höher wird. Sein ventraler Ausläufer steht von vornherein mit der Bulboauricularleiste in Verbindung, während sein dorsaler in die dorsale Wand des Canalis auricularis übergeht.

Inzwischen erleidet die Bulboauricularleiste eine weitere Höhenreduktion, während sich der Auricularkanal nach rechts hin stark ausweitet, und so kommt jetzt der craniale Teil der Kammermündung des Bulbus bereits ins Gebiet des Ohrkanales selbst zu liegen.

Bildung der distalen Bulbuswülste. Im distalen Bulbusabschnitte bildet die subendocardiale Zellwucherung zuerst eine allenthalben gleich dicke, die innere Oberfläche des Bulbusrohres bedeckende Schicht. — Später treten aus dieser Schicht zwei stärkere und zwei schwächere, spiralig verlaufende Wülste (Fig. 54) deutlich hervor. — Sie entsprechen den distalen Bulbuswülsten 1—4 der Amphibien und Reptilien. - Die beiden stärkeren (1 und 3) setzen sich proximalwärts in die beiden früher als Anlagen der proximalen Bulbuswülste A und B bezeichneten Endocardlagen fort, die nun auch allmählich die Form von Wülsten annehmen (Fig. 56). Sie zeigen nahezu dieselben Lagebeziehungen wie die proximalen Bulbuswülste A und B beim Hühnchen.

Entwickelung des Septum aortico-pulmonale. Ganz ähnlich wie beim Hühnchen entwickelt sich nun im Truncus arteriosus von der Umrandung der Mündung der Pulmonalisbogen aus das

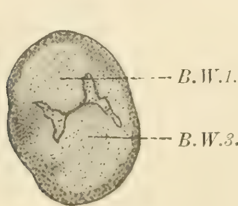


Fig. 54.

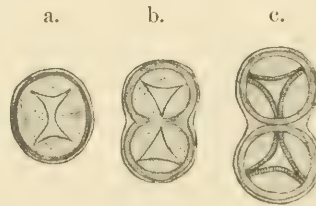


Fig. 55.

Fig. 54. Querschnitt durch den Bulbus cordis eines menschlichen Embryo von 27 Tagen.

Fig. 55. Schematische Darstellung der Scheidung des distalen Bulbusabschnittes in Aorta und Pulmonalis und der Entwickelung der Semilunarklappen.

Septum aortico-pulmonale und wächst bis an den Beginn der beiden distalen Bulbuswülste 1 und 3 vor (Langer 1895). — Diese legen sich inzwischen mit ihren Firsten aneinander und verschmelzen, indem das Gewebe des Septum aortico-pulmonale in sie vordringt, der Länge nach miteinander (Fig. 55a und b). — So wird das ursprünglich einheitliche Bulbusrohr in eine Aorten und eine Pulmonalisabteilung geschieden. — Diese Scheidung ist der unmittelbare Vorläufer der Teilung des distalen Bulbusabschnittes in Aorta und Pulmonalis, die sich unter geweblicher Umwandlung seiner Wand in ähnlicher Weise vollzieht wie beim Hühnchen (Fig. 55b und c), dabei bleiben jedoch ebenso wie dort Aorta und Pulmonalis durch einen gemeinsamen Pericardialüberzug mit einander verbunden.

Bildung der Semilunarklappen. Hat dieser Scheidungsprozeß einmal begonnen, so springen an der Wand des Aorten- sowie des Pulmonalisrohres 3 Bulbuswülste vor (Fig. 55b), indem die B. W. 1 und 3 in zwei jedem Arterienrohre zugeteilte Hälften zerfallen sind und außerdem jedem Arterienrohre ein ganzer B.-W. verblieben ist. — Und nun entstehen aus diesen Bulbuswülsten, durch Aushöhlung von der distalen Seite her, die Semilunarklappen in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Vertebraten.

Einbeziehung des proximalen Bulbusabschnittes in die Kammerabteilung. Während sich aber die geschilderten

Prozesse am distalen Abschnitte des Bulbus abspielen, dehnt sich die rechte Kammer immer mächtiger aus und dringen die Hohlräume zwischen ihren Muskeltrabekeln immer weiter in die vorher kompakte Wand des proximalen Bulbusabschnittes vor, so daß die letztere in 2 Lamellen gespalten wird (Fig. 56), die zunächst noch durch Muskelbalken miteinander in Verbindung stehen. — Die innere von diesen beiden Lamellen wird dann dort, wo sie keine Endocardverdickungen trägt, also zwischen den proximalen B.-W. A und B zerstört und so der Raum des proximalen Bulbusabschnittes immer mehr und mehr in die rechte Kammer einbezogen (Fig. 57). Wenn sich



Fig. 56.

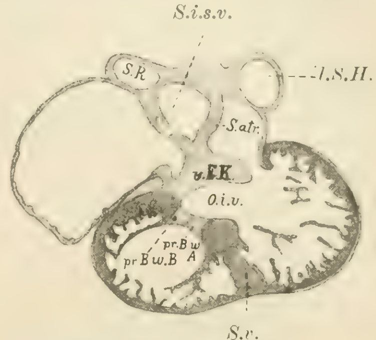


Fig. 57.

Fig. 56. Schnitt durch das Herz eines Katzenembryo von 6,5 mm Kopflänge. *pr.B.W. A, B* proximaler Bulbuswulst A, B. *v.E.K.* verschmolzene Endocardkissen. *O.i.v.* Ostium interventriculare. *S.i.* Septum interventriculare. *S.atr.* Septum atriorum. *S.Kl.* Sinusklappen. *l.S.H.* linkes Sinushorn.

Fig. 57. Schnitt durch das Herz eines Embryo von Erinaceus europaeus von 5,8 mm Kopflänge. *S.R.* Sinusraum. *S.i.s.v.* Spatium intersepto-valvulare. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 56.

also die proximalen B.-W. A und B später in die rechte Kammer hinein fortsetzen, so ist dies nicht eine Folge davon, daß sie in diesen Kammerabschnitt herabgewachsen sind, sondern vielmehr eine Folge davon, daß der proximale Bulbusabschnitt, dem sie ursprünglich angehören, in die rechte Kammerabteilung einbezogen wurde (Greil). — Dabei läuft der proximale B.-W. A, so wie beim Hühnchen, an der rechten Seite des freien Randes des Septum interventriculare aus (Fig. 56), da dieser Teil des Septums aus der Fortsetzung der Bulboauricularleiste entstanden ist.

Unterminierung der Wand des Auricularkanales. Auch die Wand des Auricularkanales wird, wie bei den Sauropsiden, von der Kammerabteilung her unterwühlt und ragt so, mit der Kammerwand durch Muskeltrabekel in Verbindung bleibend, frei in die Kammer hinein. — Dabei haben sich auch an der Innenfläche der Seitenwandung des Auricularkanales wie bei den Sauropsiden kleine sekundäre Endocardkissen entwickelt (Fig. 58 und 59).

Die definitive Scheidung der beiden Kammern und die Bildung des Septum ventriculorum. Die definitive Scheidung der beiden Kammern voneinander erfolgt nun in ganz ähnlicher Weise wie bei den Vögeln, indem das Septum interventriculare immer höher wird und von der Dorsalseite her, wo es ja schon

früher mit der Wand des Canalis auricularis in Verbindung stand, sich mit den rechten Randhöckern der nunmehr verschmolzenen Endocardkissen verbindet (Fig. 58, 59). — Durch sein Vorwachsen kommt es jedoch nie zu einem Abschlusse des Foramen interventriculare. — Die Oeffnung bleibt vielmehr zwischen dem freien Rande des Septum interventriculare und dem vorderen Abschnitte der verschmolzenen Endocardkissen erhalten (Fig. 56, 57), und durch sie passiert das Blut aus der linken Kammer in die zunächst von der Pulmonalisabteilung noch nicht geschiedene Aortenabteilung des proximalen Bulbusabschnittes (Fig. 56). — Nun verwachsen die beiden proximalen B.-W. A und B in der Fortsetzung des Septum aorticopulmonale miteinander (Fig. 57) und schließlich mit dem Rande des S. interventriculare, und damit ist dann die Trennung der beiden Kammern endgiltig vollzogen. — Das Foramen interventriculare wird somit auch bei den Säugern in die Wand des Conus arteriosus der Aorta aufgenommen und bleibt daher zeitlebens bestehen (BORN 1889).

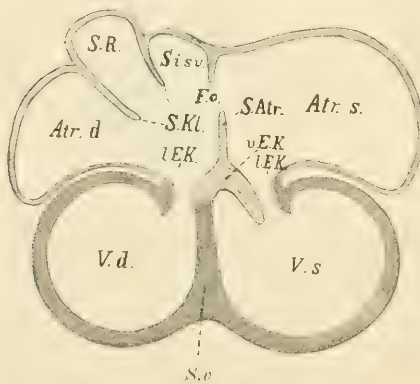


Fig. 58.

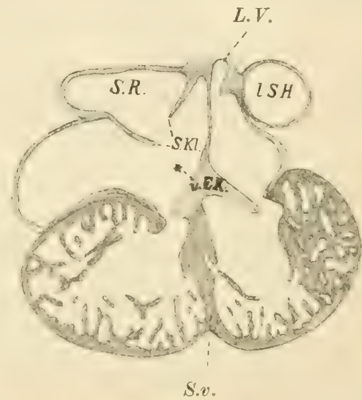


Fig. 59.

Fig. 58. Schema der Entwickelung der Scheidewände des Herzens (etwas modifiziert nach BORN). *V.d., s.* rechte, linke Kammer. *S.i.s.v.* Spatium interseptovalvulare. *F.o.* Foramen ovale. *l.E.K.* laterales Endocardkissen. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 56 u. 57.

Fig. 59. Schnitt durch das Herz eines Kaninchenembryo vom Beginne des 15. Tages. *L.V.* Lungenvene. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 58.

Septum atrioventriculare. Da sich das Septum interventriculare mit den rechten Randhöckern der verschmolzenen Endocardkissen verbindet, das Septum atriorum aber mit deren Mitte, so grenzt jener von den Endocardkissen gebildete Teil der Wand des Conus arteriosus der Aorta, der sich zwischen dem Ansatze des S. interventriculare und des S. atriorum (Fig. 59*), befindet unmittelbar an den rechten Vorhof (S. atrioventriculare HOCHSTETTER 1898). — In die aus dem proximalen B.-W. gebildeten, also ursprünglich endocardialen Teile der Kammerscheidewand wächst später Muskulatur ein, so daß sich diese Teile von dem eigentlichen S. interventriculare nicht mehr abgrenzen lassen.

Pars membranacea septi ventriculorum. Beim Menschen bleibt jedoch die Stelle, an welcher der Verschluß des letzten Restes der Kommunikationsöffnung zwischen beiden Kammern erfolgte, als häutige Stelle der Kammerscheidewand erhalten (BORN 1889).

Bildung der Atrioventricularklappen. Die Atrioventricularklappen entstehen zum Teile aus dem Materiale der verschmolzenen Endocardkissen, die über den Ansatz des Septum interventriculare, nicht bloß gegen das linke, sondern auch gegen das rechte Ostium atrioventriculare zu vorragen (Fig. 59), zum Teile aus der unterwühlten mit der Kammerwand durch Muskelbalken in Verbindung stehenden Muskelwand des Canalis auricularis. — Das erstere gilt insbesondere für den septalen Zipfel der Valvula bicuspidalis, der zum Teile rein endocardialen Ursprunges ist, während seine durch Chordae tendineae und Papillarmuskeln mit der Kammerwand in Verbindung stehenden Abschnitte, ebenso wie die marginalen Segel beider Ostien aus der unterminierten, in die Kammer hineinragenden, nachträglich bindegewebig sich umwandelnden Wand des Canalis auricularis entstehen, wobei die Musculi papillares und Chordae tendineae aus Trabekelzügen hervorgehen, die diese Wand ursprünglich mit der Kammerwand verbinden. — Kommt es nämlich zur bindegewebigen Umwandlung der ursprünglichen, fleischigen Klappenteile, dann werden auch Teile der an sie herantretenden Muskelbalken bindegewebig umgewandelt und bilden so die Chordae tendineae, während die der Kammerwand benachbarten Abschnitte derselben, muskulös bleibend, die M. papillares hervorgehen lassen (Bernays 1876, Born 1889). — Die lateralen Endocardkissen scheinen eine wesentliche Rolle bei der Bildung der marginalen Klappensegel nicht zu spielen.

Bei den Monotremen unterbleibt, ähnlich wie bei den Vögeln die Bildung eines septalen Klappenzipfels am Ostium atrioventriculare dextrum (Hochstetter A. 1896). — Bei den übrigen Säugern aber, bei denen ein solcher Klappenzipfel gebildet wird, soll er ähnlich entstehen wie der septale Zipfel der Valvula bicuspidalis (Born 1889). —

Die Pericardialhöhle und das Septum pericardiaco-peritoneale.

Nachdem sich die Verbindungen der Cölomhöhle mit den Mesodermhöhlen des Kopfes geschlossen haben, liegt das Herz in dem cranialsten Abschnitte der Leibeshöhle, den man deshalb passend als primitive Pericardialhöhle[1]) bezeichnet. — Die letztere steht ursprünglich bei sämtlichen Wirbeltieren in weiter Kommunikation mit der übrigen Leibeshöhle. — Nur bei den Myxinoiden bleibt diese Kommunikation zeitlebens erhalten, bei allen anderen Wirbeltieren kommt es zur Ausbildung einer Scheidewand zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle, die wir Septum pericardiaco-peritoneale nennen wollen.

Selachier.

Das Mesohepaticum anterius und die Mesocardia lateralia. Bei den Selachiern sehen wir die erste Anlage dieser Scheidewand in Form einer kurzen, die Darmwand caudal vom Herzschlauche mit der die craniale Cirkumferenz des Leibesnabels bildenden Partie der ventralen Leibeswand in Verbindung setzenden Mesodermmasse gebildet, welche später die Leberanlage mit der ventralen Bauchwand in Verbindung setzt und deshalb als Mesohepaticum anterius bezeichnet werden kann (Fig. 62 *M.a*). — Sie bildet ursprünglich

1) His 1881 nennt ihn Parietalhöhle.

die caudale Fortsetzung des Mesocardium anterius, das sich jedoch frühzeitig zurückbildet.

Bald tritt zu dieser ersten unpaaren Anlage noch eine zweite paarige Anlage hinzu. — Indem nämlich der mesodermale Ueberzug der V. omphalo-mesentericae dort, wo sie in den Herzschlauch münden, mit der Somatopleura verwächst, entsteht jederseits eine Substanzbrücke, durch welche die Ductus Cuvieri an die V. omphalo-mesentericae herankommen und in sie einmünden können. — Diese Substanzbrücke entspricht der seit KÖLLIKER bei den höheren Vertebraten als Mesocardium laterale bezeichneten Bildung. — Ventral und dorsal von den Mesocardia lateralia kommuniziert die Pericardialhöhle noch durch weite paarige Oeffnungen mit der übrigen Leibeshöhle. — Dorsal werden die Oeffnungen der beiden Seiten durch das Gekröse des Oesophagus (Fig. 60), ventral durch die Leberanlage und das Mesohepaticum anterius voneinander geschieden. — Wenn sich nun in der Folge die Leber weiter entwickelt, bildet ihre craniale Fläche, ventral von den Mesocardia lateralia, eine Art caudaler Wand der Pericardialhöhle (Fig. 61), ohne jedoch ihre ventralen Kommunikationen mit der Peritonealhöhle vollkommen abzuschließen.

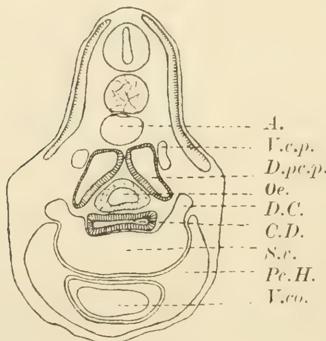


Fig. 60.

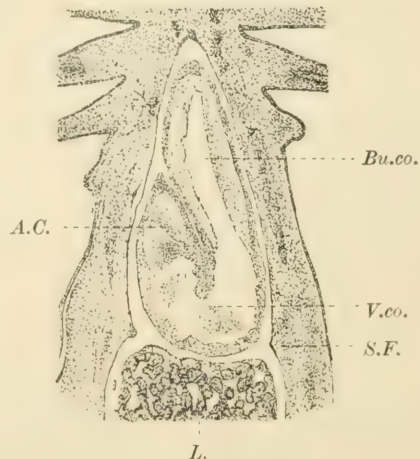


Fig. 61.

Fig. 60. Querschnitt durch einen Embryo von Acanthias vulgaris von 12 mm Länge. *A.* Aorta. *C.D.* Kanaldivertikel. *D.C.* Ductus Cuvieri. *D.pc.p.* Ductus pericardiaco-peritonealis. *Pc.H.* Pericardialhöhle. *Oe.* Oesophagus. *S.v.* Sinus venosus. *V.c.p.* V. cardinalis posterior. *V.co.* Herzkammer.

Fig. 61. Frontalschnitt durch Herz und Pericardialhöhle eines Acanthias-Embryo von 20 mm Länge. *A.C.* Auricularkanal. *Bu.co.* Bulbus cordis. *L.* Leber. *V.co.* Herzkammer. *S.F.* Schlußfalte der Pericardialhöhle.

Bildung des frontalen Sinusgekröses. Dem dorsalen Abschnitte der cranialen Leberfläche sitzt der Querschlauch des Sinus venosus ursprünglich breit auf (Fig. 62). — Später schnürt er sich von der Leber allmählich ab, so daß er schließlich nur noch durch ein annähernd frontal gestelltes, kurzes Gekröse (Fig. 63), welches wir im folgenden als frontales Sinusgekröse bezeichnen, mit ihr im Zusammenhange bleibt.

Abschluß der ventralen Kommunikationsöffnungen der Pericardialhöhle durch die seitlichen Schlußfalten.

Gleichzeitig aber kommt es zum Verschlusse der ventralen Kommunikationsöffnungen, indem, vom Mesocardium laterale ausgehend, ventralwärts mit dem Mesohepaticum anterius in Verbindung tretend, jederseits eine Leiste an der Leibeswand auftritt (Fig. 61), die, plattenförmig vorwachsend, als seitliche Schlußfalte diese Kommunikationsöffnung einengt und dieselbe schließlich vollständig verschließt, indem sie sich mit der cranialen Leberfläche, unter deren Cölomepithelüberzug schon früher eine beträchtliche Anhäufung embryonalen Bindegewebes aufgetreten war, verbindet. — Außer den Mesocardia lateralia, dem Mesohepaticum anterius und den seitlichen Schlußfalten beteiligt sich somit an der Bildung dieser Scheidewand auch noch ein Abschnitt der cranialen Fläche der Leber.

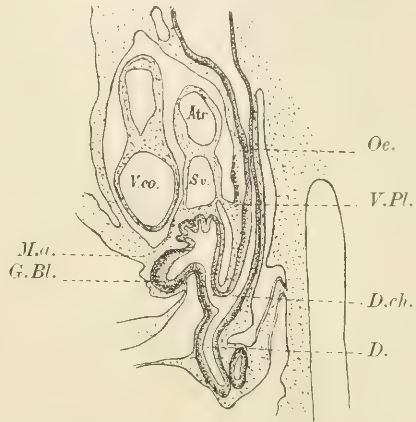


Fig. 62. Sagittalschnitt durch die Pericardialhöhle und Leberanlage eines Acanthias-Embryo von 13 mm Länge (nach HOCHSTETTER). *Oe.* Oesophagus. *S.v.* Sinus venosus. *V.Pl.* Verbindungsplatte. *M.a.* Mesohepaticum anterius. *G.Bl.* Gallenblase. *D.* Darm. *D.ch.* Ductus choledochus.

Abschnürung der Leber vom Septum pericardiaco-peritoneale. Später schnürt sich dann das so gebildete Septum von der ventralen und lateralen Seite her von der Leber ab, mit der es nur dorsal eine mächtige Bindegewebslage an ihrer cranialen Fläche bildend, in Verbindung bleibt, und wird so wenigstens teilweise zu einer selbständigen Bilpung (Fig. 63).

Abschluß der Ductus pericardiaco-peritoneales. Die dorsalen Kommunikationsöffnungen, die man auch als Ductus pericardiaco-peritoneales bezeichnen kann (Fig. 60), schließen sich dagegen in anderer Weise. — Ursprünglich durchzieht der Oesophagus, an seinem Gekröse frei aufgehängt, dorsal vom Herzschlauche die Pericardialhöhle (RABL). — Später kommt es zu einer vom cranialen Ende der Pericardialhöhle ausgehenden, caudalwärts fortschreitenden Verwachsung zuerst seiner Seiten, dann aber auch seiner Dorsalwand mit der Leibeswand, wodurch der dorsale Abschnitt der Pericardialhöhle verschwindet und die Dorsalwand dieser Höhle,

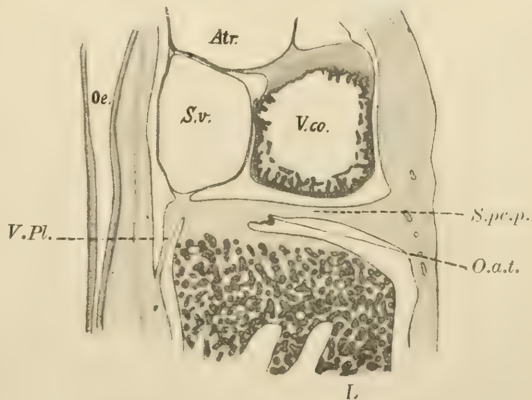


Fig. 63. Sagittalschnitt durch Pericardialhöhle und Septum pericardiaco-peritoneale eines Acanthias-Embryo von 33 mm Länge (nach HOCHSTETTER). *V.Pl.* Verbindungsplatte. *S.pc.p.* Septum pericardiaco-peritoneale. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 62.

nunmehr von der vertralen Wand des Oesophagus gebildet wird. — Ist nun dieser Verwachsungsprozeß bis über die Ductus Cuvieri hinaus vorgedrungen, um hier Halt zu machen, so sind auch die Ductus pericardiaco-peritoneales verschlossen.

Bildung des Canalis pericardiaco-peritonealis. Wie bekannt, kommuniziert jedoch die Pericardialhöhle bei den Selachiern mit der übrigen Leibeshöhle durch einen in der Ventralwand des Oesophagus unter dessen Serosa gelegenen, spaltförmigen, dorsal vom Sinus venosus mit einer Ausbuchtung der Pericardialhöhle beginnenden sich caudalwärts gabelnden Gang, der mit zwei Oeffnungen an der Ventralwand des Oesophagus in die Peritonealhöhle mündet. Die Entwickelung dieses Ganges beginnt nun schon sehr frühzeitig. — Seine erste Anlage wird von einer spaltförmigen Ausbuchtung der Pericardialhöhle gebildet, die sich blindsackartig zwischen Oesophagus und Sinus venosus vorschiebt (Fig. 60 *C.D.*). — Indem dieselbe caudalwärts immer weiter vorwächst, dringt sie in die ventrale Wand des Oesophagus ein. Dabei verbreitet sie sich nach beiden Seiten hin immer mehr und löst so, indem sie seitlich mit den Ductus pericardiaco-peritoneales zusammenfließt, den direkten Zusammenhang zwischen Oesophagus einer- und Sinus venosus und Ductus Cuvieri andererseits.

Da diese Pericardialbucht inzwischen in die Oesophaguswand immer weiter vorgedrungen ist, hat sie von derselben eine seitlich freirandig begrenzte, ziemlich breite Mesodermplatte abgespalten, die indirekt den Sinus venosus mit der Oesophaguswand in Verbindung setzt (Fig. 63). — Diese Verbindungsplatte steht zunächst noch durch das ventrale Oesophagusgekröse, mit der Leber in Verbindung. —

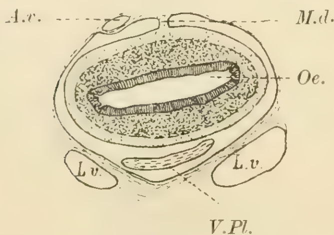


Fig. 64.

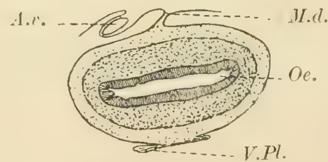


Fig. 65.

Fig. 64. Querschnitt durch Oesophagus und Umgebung eines Acanthias-Embryo von 32 mm Länge (nach HOCHSTETTER). *Oe.* Oesophagus. *V.Pl.* Verbindungsplatte. *M.d.* Oesophagusgekröse. *L.V.* Lebervene. *A.v.* A. vitellina.

Fig. 65. Querschnitt durch den Oesophagus mit den Ausläufern der Verbindungsplatte eines Acanthias-Embryo von 32 mm Länge (nach HOCHSTETTER). Bezeichnungen wie bei Fig. 64.

Bald schwindet jedoch dieses Gekröse, und nun liegt die Verbindungsplatte frei zwischen Oesophagus und Leber (Fig. 63 und 64). — Indem dann die Abspaltung der Verbindungsplatte von der Oesophaguswand in caudaler Richtung seitlich weiter fortschreitet als in der Mitte, setzt sich der Spalt zwischen ihr und der Oesophaguswand in 2 caudalwärts auslaufende, spaltförmige, ventral von den Ausläufern der Verbindungsplatte begrenzte Rinnen fort (Fig. 65).

Nun ist inzwischen die Anwachsung des in der Pericardialhöhle gelegenen Oesophagusabschnittes mit der Leibeswand erfolgt und hat

bis an das craniale Ende der Verbindungsplatte vorgegriffen. Und nun verwachsen die Seitenränder dieser Verbindungsplatte bis ins Gebiet ihrer caudalen Ausläufer mit der Oesophaguswand, wodurch zwischen Verbindungsplatte und Oesophaguswand der Canalis pericardiaco-peritonealis, wie er für die ausgebildete Form charakteristisch ist, gebildet wird. — Dieser Kanal ist somit nicht der Rest einer ursprünglich bestehenden Kommunikation zwischen den beiden in Betracht kommenden Leibeshöhlenabschnitten, sondern eine sekundäre Bildung (HOCHSTETTER 1900).

Da bei den Selachiern das Herz während der Entwickelung keine nennenswerte Verschiebung in caudaler Richtung erleidet, behält auch, nachdem das Septum pericardiaco-peritoneale gebildet ist, die Pericardialhöhle ihre ursprüngliche Lage cranial von der Peritonealhöhle bei.

Cyclostomen.

Unter den Cyclostomen persistiert, wie schon erwähnt, bei den Myxinoiden (J. MÜLLER) der ursprüngliche Zusammenhang zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle. — Bei Petromyzon ist dagegen eine vollständige Scheidewand zwischen diesen beiden Leibeshöhlenabschnitten vorhanden. — Doch scheint dieselbe erst sehr spät (während der Metamorphose) zu entstehen, da bei Ammocoetes die Kommunikation noch vorhanden ist (J. MÜLLER). — Wie sie aber entsteht, ist nicht bekannt. — Daß wie bei anderen Wirbeltieren ein Mesohepaticum anterius angelegt wird und Mesocardia lateralia zur Entwickelung kommen, wissen wir durch GOETTE (A. L. III, 2).

Ueber die Entstehung des Septum pericardiaco-peritoneale der Teleostier, Ganoiden und Dipnoer ist nichts bekannt. — Nur kann als wahrscheinlich angenommen werden, daß bei diesen Formen dieses Septum ähnlich entsteht wie bei den Selachiern und daß bei den Ganoiden, von denen einzelne (Accipenser) einen ähnlichen nur einfach mündenden Canalis pericardiaco-peritonealis besitzen wie die Selachier, dieser in ähnlicher Weise sekundär auftritt wie dort.

Amphibien.

Bei den Amphibien sind es auch die Mesocardia lateralia, von welchen die Scheidewandbildung zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle ihren Ausgangspunkt nimmt (GOETTE A. L. III, 7, 1875; MATHES 1895). — Das Mesohepaticum anterius scheint sich jedoch, wenigstens bei den Urodelen (MATHES 1895), nicht an dieser Bildung zu beteiligen, da es frühzeitig schwindet. — Wie bei den Selachiern bildet die craniale Leberfläche, der der Sinus venosus und seitlich die Mündungsstücke der Ductus Cuvieri aufsitzen, eine, wenn auch unvollkommene, caudale Wand der primitiven Pericardialhöhle.

Abschluß der ventralen Kommunikationsöffnungen der Pericardialhöhle. Indem nun, von den Mesocardia lateralia ausgehend, die Leber jederseits entlang einer ventral und caudalwärts verlaufenden Linie mit der Leibeswand verwächst, wird die ventral von den Ductus Cuvieri befindliche Kommunikationsöffnung zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle abgeschlossen und so in diesem Gebiete ein Septum zwischen diesen beiden Leibeshöhlenabschnitten gebildet.

Dieses Septum wird dann dadurch selbständig, daß an dem nun der Pericardialhöhlenwand angehörigen Oberflächenabschnitte der Leber unter dem Cölomepithel eine Lage von Bindegewebe auftritt und sich die Leber allmählich von der so entstandenen Bindegewebsplatte abschnürt, mit der sie jedoch durch eine frontal gestellte Bindegewebsplatte (Membrana hepato-pericardiaca), die außerdem auch noch an der seitlichen Leibeswand haftet, ebenso wie durch das sekundär entstandene Ligamentum suspensorium hepatis in Verbindung bleibt. — Das so selbständig gewordene schief gestellte Septum zerfällt dabei (Fig. 66) durch den Ansatz der Membrana hepato-pericardiaca in einen ventralen und dorsalen Abschnitt. Der ventrale beteiligt sich, wie aus dem folgenden hervorgehen wird, allein an der Bildung der definitiven Scheidewand zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle, er entspricht dem Septum pericardiaco-peritoneale der Selachier. — Der dorsale Teil, wir bezeichnen ihn als frontales Sinusgekröse, beherbergt in seinem cranialen Rande den Sinus venosus mit den Mündungsstücken der Ductus Cuvieri, und durch ihn verläuft die V. cava posterior von der Leber zum Sinus (Fig. 67).

Er entspricht dem gleichnamigen Gekröse der Selachier, das ja auch durch die Abschnürung der Leber vom Sinus venosus entstanden ist und nur in der Regel keine so ansehnlichen Dimensionen zeigt wie bei den Urodelen. — Immerhin hat es jedoch schon bei Raia eine Ausdehnung, die der des gleichen Gebildes bei Salamandra kaum nachsteht. — Auch läßt sich bei dieser Form eine Verwachsung der Herzkammer mit dem Sinusgekröse nachweisen, die derjenigen ganz ähnlich ist, die sich bei Urodelen später zwischen frontalem Sinusgekröse und der anliegenden Wand der Herzkammer entwickelt (Fig. 66, 67).

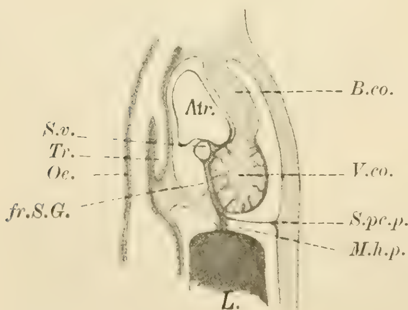


Fig. 66.

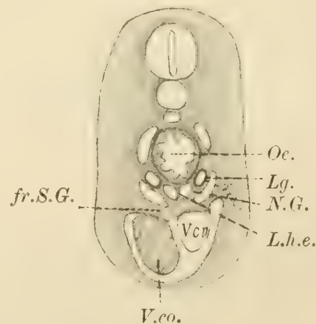


Fig. 67.

Fig. 66. Medianer Sagittalschnitt (Schema) durch die Pericardialhöhle eines älteren Salamanderembryo. *Atr.* Vorkammer. *B.co.* Bulbus cordis. *fr.S.G.* frontales Sinusgekröse. *M.h.p.* Membrana hepato-pericardiaca. *Oe.* Oesophagus. *S.v.* Sinus venosus. *S.pc.p.* Septum pericardiaco-peritoneale. *Tr.* Trachea. *L.* Leber.

Fig. 67. Querschnitt durch einen Embryo von Salamandra atra von ca. 15 mm Länge. *Lg.* Lunge. *L.h.e.* Ligamentum hepato-entericum. *V.c.p.* V. cava posterior. *N.G.* Nebengekröse. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 66.

Obliteration der Ductus pericardiaco-peritoneales. Die dorsal von den Ductus Cuvieri befindlichen Ductus pericardiaco peritoneales schließen sich, ähnlich wie bei den Selachiern, unter Vermittelung von Obliterationsvorgängen, welche die den Oesophgus um-

gebenden Leibeshöhlenabschnitte betreffen. — Doch vollziehen sich die dabei mitspielenden Verwachsungen wegen des Vorhandenseins der Lungen in etwas anderer Weise als bei den Selachiern.

Das Ligamentum hepato-entericum und die Nebengekröse. Der Oesophagus steht bei Salamandra durch das Ligt. hepato-entericum mit der dorsalen Wand des Sinus venosus und weiter caudal mit der Leber in Verbindung. — In dem cranialen freien Rande dieses Gekröses, das soweit es mit dem Sinus venosus zusammenhängt, als ein Rest des Mesocardium posterius betrachtet werden kann, verläuft später die Lungenvene zum Sinus venosus. — Wenn sich nun die Lungen entwickeln, entstehen, ihnen in der Entwickelung etwas vorauseilend, 2 Gekröseplatten, die von Mathes (1895) wegen ihrer Beziehungen als Ligt. hepato-cavo-pulmonale (rechts) und Ligt. hepato-pulmonale (links), von Brachet (1895) aber einfacher als Nebengekröse bezeichnet wurden. — Dieselben entspringen in der für uns in Betracht kommenden Gegend von der Seitenfläche des Oesophagus und haften in ihrem cranialsten Abschnitte gemeinsam mit dem Ligt. hepato-entericum, mit dem sie cranial verschmelzen, an der Wand des Sinus venosus. — Weiter caudal trennt sich ihre Insertion von der dieses Gekröses und übergeht auf die Leber oder später, wenn sich die letztere vom Sinus venosus abgeschnürt hat, auf das frontale Sinusgekröse (Fig. 67) und dann erst weiter caudal auf die Leber. — In diese Gekröseplatten wachsen nun die Lungen ein (Fig. 67 *Lg.*).

Inzwischen kommt es zu einer Verwachsung der Seitenwandungen des Oesophagus, der ursprünglich in der Höhe des Sinus venosus noch ringsum bis an sein dorsales Gekröse von der Leibeshöhle umgeben ist, mit der seitlichen Leibeswand, und diese Verwachsung setzt sich caudalwärts noch über das Gebiet der Ductus Cuvieri hinaus fort, beschränkt sich aber hier nicht mehr auf die Seitenwandungen des Oesophagus, sondern betrifft (Fig. 67) auch die Lungen und die dieselben enthaltenden Nebengekröse, und die letzteren verwachsen schließlich auch in der Nähe der Leber mit dem frontalen Sinusgekröse, wodurch der endliche Verschluß der Pericardialhöhle gegen die Peritonealhöhle zu herbeigeführt wird. — So ragt nun der an dieser Verwachsung nicht beteiligte Abschnitt des frontalen Sinusgekröses in die Pericardialhöhle vor (Fig. 66), und dorsal von ihm, zwischen ihm und den mit ihm zusammenhängenden cranialsten Teilen der Nebengekröse, die nunmehr einen Teil der Wand der Pericardialhöhle bilden, befinden sich zwei caudal blind endigende Buchten (Fig. 67). — In dieselben lagert sich die Vorkammerabteilung des Herzens hinein und weitet sie allmählich aus, während die aus den cranial zusammenfließenden Nebengekrösen und dem Ligt. hepato-entericum gebildete Scheidewand zwischen denselben immer niedriger wird (Mathes 1895).

Bildung des Septum pericardiaco-peritoneale bei den Anuren. Bei den Anuren (Goette A. L. III, 7) ist es auch die Leber, deren craniale Fläche die Pericardialhöhle in ihren ventralen Abschnitten caudalwärts abschließt, indem sie von den Mesocardia lateralia her mit einer Falte der Leibeswand, die wahrscheinlich der seitlichen Schlußfalte der Selachier entspricht, verwächst. — Bezüglich des Verschlusses der Ductus pericardiaco-peritoneales dürften ähnliche Obliterationsprozesse wie bei den Urodelen eine Rolle spielen. — Dieselben scheinen jedoch erst sehr spät diesen Verschluß herbei-

zuführen, da nach MARSHALL und BLES (A. 1890) bei Rana temporaria noch zu Beginn der Metamorphose diese Ductus pericardiacoperitoneales durchgängig sein sollen.

Sauropsiden.

Bei den Sauropsiden wurde die Entwickelung der Scheidewand zwischen Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle für Lacerta (HOCHSTETTER 1892) und das Hühnchen (HOCHSTETTER 1892, RAVN 1896, BROUHA 1898) genauer untersucht. — Sie erfolgt bei beiden Formen in wesentlich übereinstimmender Weise. — Auch hier sind es die Mesocardia lateralia und das Mesohepaticum anterius, die die ersten Anlagen der Scheidewand bilden.

Bildung der Mesocardia lateralia. Das Mesocardium laterale entsteht bei beiden Formen in ganz ähnlicher Weise wie bei den Selachiern. Nur entwickelt sich dasselbe bei Lacerta (RAVN 1889) zu einer Zeit, in welcher in der Höhe dieses Gebildes die embryonale Leibeshöhle mit der außerembryonalen nicht mehr in Verbindung steht, während beim Hühnchen noch eine geraume Zeit lang nach der Entstehung des Mesocardium laterale diese beiden Cölomabschnitte, sowohl cranial als caudal von demselben, miteinander kommunizieren.

Die dorsal von den Mesocardia lateralia zu beiden Seiten des Oesophagus bestehenden Verbindungsgänge zwischen Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle nennen wir hier Ductus pleuro-pericardiaci, weil sie später zum Teil zur Bildung der Pleurahöhlen mit herbeigezogen werden, jedenfalls aber die letzteren mit der Pericardialhöhle verbinden.

Beziehung der Leber zur Pericardialhöhle in frühen Entwickelungsstadien. Die ventrale Kommunikation der Pericardialhöhle erfährt eine Einschränkung durch das Vorhandensein des Mesohepaticum anterius und der Leberanlage, welch letztere besonders in späteren Entwickelungsstadien, wenn sie eine bedeutendere Entfaltung erlangt hat, eine, wenn auch unvollkommene, caudale Wand der Pericardialhöhle bildet. Ihr dabei beteiligter Flächenabschnitt sieht, wenn wir die Verhältnisse bei Lacerta zunächst ins Auge fassen, jedoch nicht mehr cranial, wie bei den Selachiern, sondern nimmt eine immer schiefere Stellung ein. — Mit der mächtig vorgebuchteten Leibeswand begrenzt sie dann den Pericardialhöhlenabschnitt, in den die Kammerabteilung des Herzens aufgenommen ist (Fig. 68).

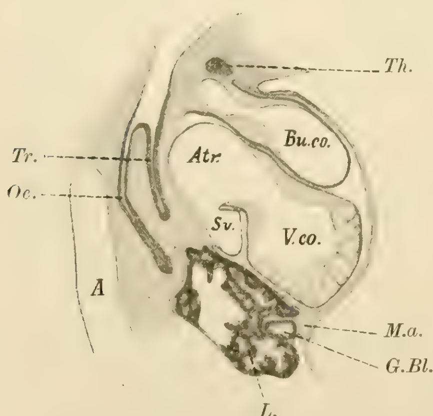


Fig. 68. Medianer Sagittalschnitt durch die Pericardialhöhle und die an sie angrenzenden Organe eines Embryo von Lacerta agilis von 2 mm Kopflänge. *Atr.* Vorkammer. *A.* Aorta. *Bu.co.* Bulbus cordis. *G.Bl.* Gallenblase. *L.* Leber. *M.a.* Mesohepaticum anterius. *Oe.* Oesophagus. *Th.* mittlere Schilddrüsenanlage. *Tr.* Trachea. *S.v.* Sinus venosus.

Verschiebung der Pericardialhöhle in caudaler

Richtung bei Lacerta. Dieses Verhältnis ist eine Folge der mächtigen Ausdehnung der Pericardialhöhle in caudaler Richtung, die mit der Caudalwärts-Wanderung des Herzens Hand in Hand geht und, sehr frühzeitig beginnend, schon recht weit gediehen ist, bevor es zur definitiven Ausbildung des Septum pericardiaco-peritoneale gekommen ist. — So verschiebt sich also mit dem Herzen die Pericardialhöhle in caudaler Richtung und kommt zum Teile ventral vor die Ductus pleuro-pericardiaci und die an sie unmittelbar anschließenden Leibeshöhlenabschnitte zu liegen (Fig. 69).

Abschluß der ventralen Kommunikationsöffnungen der Pericardialhöhle. Der Abschluß der ventralen Kommunikationsöffnungen der Pericardialhöhle erfolgt nun bei Lacerta unter Vermittelung ähnlicher Schlußfalten, wie wir sie bei den Selachiern kennen gelernt haben. — Dieselben nehmen zum Ausgangspunkte ihrer Entwickelung den wulstförmigen Vorsprung, den die V. umbilicalis dort, wo sie in den Sinus venosus einmündet, an der Leibeswand bildet. — Von hier aus gehen sie in bogenförmigem Verlaufe ventralwärts in das Mesohepaticum anterius über und verwachsen endlich, indem sie immer höher werden, mit der Pericardialhöhlenfläche der Leber.

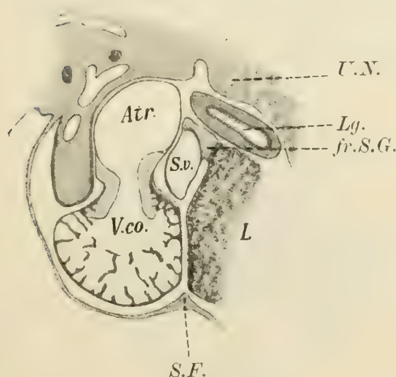


Fig. 69.

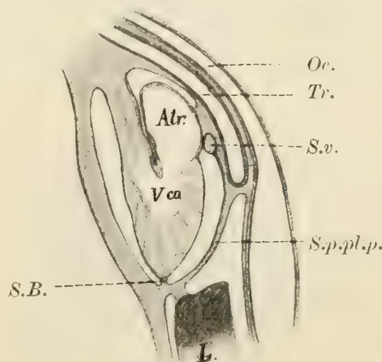


Fig. 70.

Fig. 69. Sagittalschnitt links von der Mittelebene durch einen Embryo von Lacerta agilis von 2,8 mm Kopflänge. *S.F.* seitliche Schlußfalte. *Lg.* Lunge. *U.N.* Urniere. *fr.S.G.* frontales Sinusgekröse. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 68.

Fig. 70. Medianer Sagittalschnitt durch die Pericardialhöhle eines Lacerta-Embryo, bei welchem sich die Leber bereits vom Septum pericardiaco-pleuroperitoneale abgeschnürt hat (Schema). *S.B.* Herzspitzenband. *S.p.pl.p.* S. pericardiaco-pleuroperitoneale. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 68.

Beteiligung der Leber an der Bildung des Septum pericardiaco-pleuroperitoneale. So beteiligt sich auch hier die Leber an der Bildung der Scheidewand, die wir nach der Bezeichnung, die ihr Ravn (1889) für die ausgebildete Form gegeben hat, Septum pericardiaco-pleuroperitoneale nennen können. — Ihr cranialwärts konkaver Rand wird vom Sinus venosus und den Endstücken der beiden Ductus Cuvieri eingenommen. — Sie entspricht dem, was Ravn (1896) und andere bei den Vögeln und Säugern als Septum transversum bezeichnen.

Das frontale Sinusgekröse. Noch bevor jedoch die seitlichen Schlußfalten mit der Leber verwachsen, kommt es, wie bei niedrigeren Vertebraten, zu einer Abschnürung des Sinus venosus von der Leber, die dazu führt, daß sich allmählich zwischen der cranialen Leberkante und dem Sinus venosus, die beiden miteinander verbindend, eine bindegewebige Platte entwickelt (Fig. 69), in der wir ein Homologon des frontalen Sinusgekröses niederer Formen sehen. — Diese Platte, welche rechterseits die V. cava posterior beherbergt, ist wegen der Hufeisenform, die der Sinus venosus angenommen hat, seitlich höher als in der Mitte. — Sie bildet natürlicherweise den am meisten cranial gelegenen Teil des Septum pericardiaco-pleuroperitoneale und geht ohne scharfe Grenze, da eine Membrana hepatopericardiaca wie bei den Urodelen nicht besteht, in den aus den seitlichen Schlußfalten entstandenen Teil desselben über.

Abschnürung der Leber vom Septum pericardiaco-peritoneale. Nun schnürt sich aber die Leber, die sich mit ihrem cranialen Ende in caudaler Richtung gewissermaßen an dem Septum herabschiebt, immer weiter von dem Septum pericardiaco-pleuroperitoneale ab, so daß dasselbe schließlich eine selbständige Platte darstellt, die, in craniocaudaler und dorsoventraler Richtung schief absteigend, die Pericardialhöhle von der Pleuroperitonealhöhle vollständig sondert, nachdem sich die Mündungen der Ductus pleuropericardiaci in die Pericardialhöhle geschlossen haben (Fig. 70).

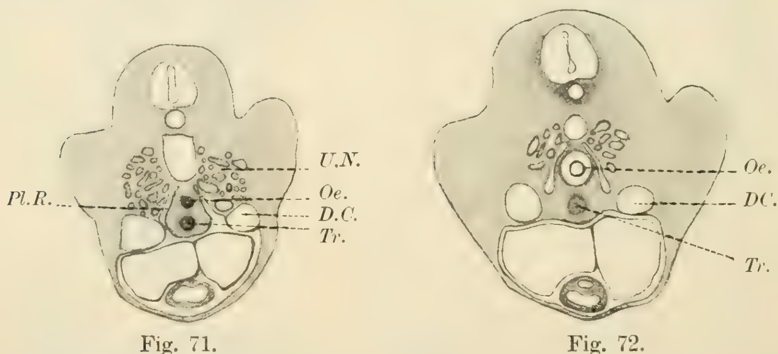


Fig. 71. Fig. 72.

Fig. 71. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis von 3,5 mm Kopflänge in der Höhe der Pleurarinnen. *D.C.* Ductus Cuvieri. *Oe.* Oesophagus. *Pl.R.* Pleurarinne. *Tr.* Trachea. *U.N.* Urniere.

Fig. 72. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis von 3,7 mm Kopflänge in der Höhe des Querschnittes der Fig. 71. Bezeichnung wie bei Fig. 71.

Abschluß der Ductus pleuro-pericardiaci. Dieser Verschluß erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Amphibien durch Verwachsungsprozesse, die die Wand des Oesophagus und der Trachea mit der seitlichen Leibeswand in Verbindung bringen. Der cranialste Abschnitt des Darmrohres durchzieht nämlich bei jungen Lacertaembryonen, an seinem breiten Gekröse befestigt, den Dorsalteil der Pericardialhöhle, indem seine mesodermale Wand einen in sie hineinragenden mächtigen Längswulst bildet, der mit den Dorsalteilen der Seitenwand der Pericardialhöhle dorsale Rinnen dieser Höhle begrenzt, die, nachdem sie caudal in die Ductus pleuro-pericardiaci übergehen, als Pleurarinnen der Pericardialhöhle bezeichnet werden können. —

Später, wenn die Lungen entwickelt sind, verläuft in dem oben erwähnten Längswulste, ventral vom Oesophagus das Trachealrohr (Fig. 71), in der seitlichen Leibeswand aber paralell dem letzteren die Ductus Cuvieri, die infolge der Caudalwärts-Wanderung des Herzens ihre ursprünglich quere Stellung aufgegeben und sich in die Längsrichtung eingestellt haben.

Nun verwächst die Seitenfläche des ventralen, die Trachea beherbergenden Abschnittes des Längswulstes allmählich in craniocaudaler Richtung mit der seitlichen Pericardialhöhlenwand im Bereiche der beiden Ductus Cuvieri (Fig. 72) und es kommt so schließlich, indem der Verwachsungsprozeß auch auf die dorsale Wand des Sinus venosus übergreift, zum Abschlusse der Ductus pleuro-pericardiaci gegen die Pericardialhöhle. — Die dorsalen Teile der Pleurarinnen aber werden durch diesen Verwachsungsprozeß zu cranial blind endigenden Buchten der Pleurahöhlen umgewandelt, die, soweit sie später nicht obliterieren, dazu bestimmt sind, die cranialsten Abschnitte der Pleurahöhlen zu bilden.

Ligamentum hepato-entericum und Nebengekröse von Lacerta. Wie bei den Urodelen stehen bei Lacerta Oesophagus, Trachea und Lungen mit der Leber und, wenn das selbständige Septum pericardiaco-pleuroperitoneale gebildet ist, auch mit dem letzteren sowie mit dem Sinus venosus, aber außerdem noch mit der Vorkammer durch Gekröseplatten in Verbindung. — Eine einfache massige Gekröse-

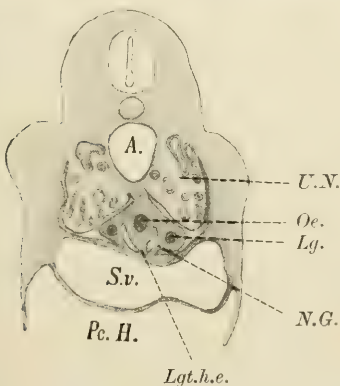


Fig. 73.

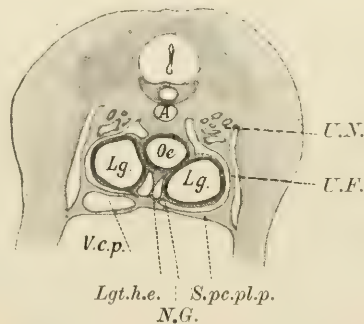


Fig. 74.

Fig. 73. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis von 3,0 mm Kopflänge in der Höhe des Sinus venosus. *N.G.* Nebengekröse. *Lgt.h.e.* Lgt. hepato-entericum. *Pc.H.* Pericardialhöhle. Uebrige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

Fig. 74. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis von 4,0 mm Kopflänge in der Höhe der Urnierenfalten (*U.F.*) und des Septum pericardiaco-pleuroperitoneale. Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

platte stellt diese Verbindung zwischen Trachealanlage und Vorkammer her. — In ihr verläuft die Lungenvene. — Sie setzt sich als Ligt. hepato-entericum mit ihrem Ansatze auf den Sinus venosus (Fig. 73) und die Leber, oder später, nachdem das selbständige Septum pericardiaco-pleuroperitoneale gebildet ist, auf das letztere (Fig. 74) und dann erst auf die Leber fort. — Mit ihr vereinigen sich cranial die beiden Nebengekröse, die sich zum Sinus venosus (Fig. 73) und zur Leber, sowie später zum Septum pericardiaco-pleuroperitoneale, was

ihren Ansatz anbelangt, ähnlich verhalten wie bei Salamandra zu Sinus, Leber und frontalem Sinusgekröse.

Indem sich zwischen Ligt. hepato-entericum und Nebengekröse eine paarige Fortsetzung der Peritonealhöhle cranialwärts erstreckt (Fig. 73 und 74), die in ihrem cranialsten Abschnitte ventral von dem Septum pericardiaco-pleuroperitoneale begrenzt wird, während dasselbe seitlich vom Ansatze der Nebengekröse, dem cranialsten Abschnitte der die Lungen beherbergenden Pleurahöhlen (Fig. 74), eine ventrale Wand liefert, verdient es den ihm gegebenen Namen.

Membrana pleuro-pericardiaca. Der an der Bildung der Pleurahöhle beteiligte Abschnitt des Septums kann auch als Membrana pleuro-pericardiaca bezeichnet werden, doch entspricht derselbe nicht vollständig der Membrana pleuro-pericardiaca der Säuger.

Bildung des Septum pericardiaco-pleuroperitoneale beim Hühnchen. Beim Hühnchen erfolgt der Abschluß der ventralen Kommunikationsöffnung der primitiven Pericardialhöhle mit der Peritonealhöhle in ganz ähnlicher Weise wie bei Lacerta (HOCHSTETTER 1892, RAVN 1896, BROUHA 1898), und das Septum pericardiaco-pleuroperitoneale entsteht aus ganz denselben Anlagen wie dort. — Auch die Art und Weise, wie sich die Ductus pleuro-pericardiaci gegen die Pericardialhöhle zu schließen, zeigt eine große Ähnlichkeit mit den für Lacerta geschilderten Vorgängen. — Immerhin bestehen jedoch gewisse Unterschiede, die hier erwähnt werden sollen.

Der Abschluß der Ductus pleuro-pericardiaci beim Hühnchen. Vor allem beherbergt der die beiden Pleurarinnen der Pericardialhöhle gegeneinander abgrenzende Längswulst beim Hühnchen, nachdem die Lungen entwickelt sind, nur in seinem cranialsten, minder stark vorspringenden Teile ventral vom Oesophagus die Trachea, weiter caudal, wo der Wulst sich von der dorsalen Pericardialhöhlenwand immer mehr isoliert und nur durch das dorsale Gekröse mit ihr in Verbindung steht, die Pleurarinnen sich also vertiefen, treten an die Stelle der Trachea die beiden Bronchien (Fig. 75). — Indem nun der Längswulst im Bereiche der letzteren in craniocaudaler Richtung mit der medialen Wand der ähnlich wie bei Lacerta gelagerten Ductus Cuvieri bis auf den Sinus venosus herab verwächst, kommt es zum Verschlusse der Ductus pleuro-pericardiaci. — Doch erfolgt derselbe insofern asymmetrisch, als er rechterseits bereits durchgeführt ist, während linkerseits noch längere Zeit eine spaltförmige Oeffnung zwischen Ductus Cuvieri und Längswulst besteht, die aber schließlich auch durch Verwachsung schwindet. — So werden also auch hier die Pleurarinnen zu cranial blind endigenden Buchten abgeschlossen, die später zur Aufnahme der cranialsten Lungenteile dienen.

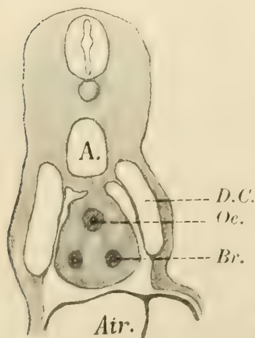


Fig. 75. Querschnitt durch einen 88 Stunden alten Hühnerembryo in der Höhe der Pleurarinnen der Pericardialhöhle. *A.* Aorta. *Atr.* Vorkammer. *Br.* Bronchus. *D.C.* Ductus Cuvieri. *Oe.* Oesophagus.

Bildung des selbständigen Septum pericardiaco-pleuroperitoneale beim Hühnchen. Auch beim Hühnchen kommt es zur Ausbildung eines selbständigen Septum pericardiaco-

pleuroperitoneale, doch erfolgt dieselbe nicht so wie bei Lacerta, sondern in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern. — Es tritt nämlich, nachdem sich der Sinus venosus von der Leber abgeschnürt hat, wie dort an der der Pericardialhöhle zugewendeten Fläche der Leber, noch bevor der ventrale Abschluß der Pericardialhöhle vollzogen ist, eine Ansammlung von Bindegewebe auf, und die so gebildete Bindegewebsplatte (USKOW) schnürt sich nach vollendetem Abschlusse, indem von der lateralen und ventralen Seite her die Peritonealhöhle zwischen Leber und Septum vordringt, von der Leber ab und wird so selbständig (Fig. 76), bleibt jedoch in der Medianebene indirekt durch das Ligt. suspensorium hepatis, dorsal aber in der Umgebung der hinteren Hohlvene (Fig. 76) und der Umbilicalvene, die im Anschlusse an das Septum zur Leber verläuft, direkt mit der letzteren in Verbindung.

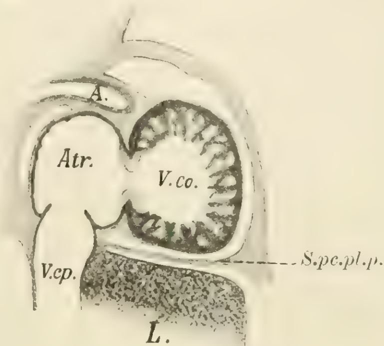


Fig. 76. Sagittalschnitt durch die Pericardialhöhle eines 8 Tage alten Hühnerembryo (schematisiert). *V.c.p.* V. cava posterior. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 70.

Bildung eines selbständigen Pericardialsackes beim Hühnchen. Aber nicht nur der durch das Septum pericardiaco-pleuroperitoneale gebildete Wandabschnitt der Pericardialhöhle wird selbständig, sondern auch ihre Seiten und Ventralwand, indem die Peritonealhöhle, in den die Pericardialhöhle begrenzenden Teil der Leibeswand vordringend von der letzteren eine dünne die Pericardialhöhle begrenzende Schicht abspaltet und es so schließlich zur Bildung eines selbständigen häutigen Pericardialsackes kommt. — Nach USKOW (1883) soll bei diesem Vorgange die Leber dieselbe Rolle spielen, wie die Lunge bei der Bildung des selbständigen Pericardialsackes der Säugetiere.

Die Pleurahöhlen und die Entstehung eines Septum pleuro-peritoneale bei den Sauropsiden. Abgeschlossene Pleurahöhlen finden sich weder bei den Amphibien noch bei den meisten Reptilien. — Allerdings ist es schon bei den Amphibien der medial von den Nebengekrösen, ventral von der Leber und seitlich und dorsal von der Leibeswand abgegrenzte craniale Abschnitt der Pleuroperitonealhöhle, der die Hauptmasse der Lunge beherbergt, die nur mit ihrem caudalen Teil in die eigentliche Peritonealhöhle frei hineinragt. — Immerhin kann man mit (GOETTE, A. L. III, 7) schon bei den Amphibien in den sich entwickelnden Nebengekrösen, die hier zum ersten Male in der Vertebratenreihe als die Lungen tragende Mesenterialplatten auftreten, die erste Anlage einer Scheidewandbildung zwischen Pleura und Peritonealhöhle sehen.

Auch noch bei niederen Sauriern (Hatteria, Chamaeleo) ragt die Lunge, die ähnliche Beziehungen zu den Nebengekrösen zeigt wie bei den Urodelen, mit ihrem caudalen Ende mehr oder weniger weit in die Peritonealhöhle hinein, aber trotzdem ist hier wenigstens schon ein Teil der Pleuroperitonealhöhle ausschließlich zur Aufnahme der

Lungen bestimmt. — Caudal bezeichnet die Grenze dieses Leibeshöhlenabschnittes das von der dorsalen über die seitliche Leibeswand zur Leber (Chamaeleo) sich erstreckende Gekröse des MÜLLER'schen Ganges oder die sogenannte Urnierenfalte (RAVN 1889, BERTELLI 1896, 1898).

Abgrenzung der Pleurahöhlen bei ausgebildeten Reptilienformen. Vollkommen abgegrenzt erscheint die primitive Pleurahöhle bei einer Reihe anderer, etwas höher entwickelter Saurier (Lacerta u. a.), und die Lungen füllen den ihnen gegebenen Raum aus, ohne in der Regel in die Peritonealhöhle caudalwärts vorzudringen. — An der Abgrenzung dieser Pleurahöhlen beteiligt sich dann außer der Leibeswand (Fig. 77), medial das die Lunge tragende Nebengekröse, welches ventral an der Leber haftet, ventral die Leber, rechts meist in größerem Umfange als links, caudal endlich die Urnierenfalte (Fig. 77) und rechterseits auch noch bei einigen Formen (Uromastix u. a.) eine dem Hohlvenenabschnitte des Nebengekröses aufsitzende, an der dorsalen Leibeswand haftende Gekrösefalte, die mit dem rechten Nebengekröse eine cranialwärts offene Bucht bildet, in welche das caudale Ende der Lunge hineinragt. — Diese caudale Begrenzungsfalte der Pleurahöhle (HOCHSTETTER 1898) kann jedoch auch von einem Fortsatze der Leber eingenommen sein, wie bei Lacerta (Fig. 77), der dann eine Nische für den caudalen Lungenpol bildet. — Linkerseits fehlt eine solche Begrenzungsfalte in der Regel.

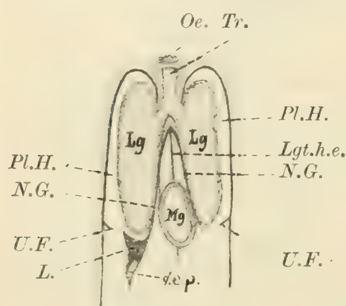


Fig. 77. Frontalschnitt durch die Pleurahöhlen von Lacerta (Schema). *L.* Leberlappen der caudalen Begrenzungsfalte. *Lgt.h.e.* Lgt. hepatoentericum. *Lg.* Lunge. *Mg.* Magen. *N.G.* Nebengekröse. *Pl.H.* Pleurahöhle. *Oe.* Oesophagus. *Tr.* Trachea. *U.F.* Urnierenfalte. *V.c.p.* V. cava posterior.

Bei einigen Sauriern (Agama) verbindet sich rechterseits die Urnierenfalte mit dem Hohlvenenfortsatze der Leber, und es kommt so wenigstens auf der einen Seite zu einem vollständigen Abschlusse der Pleurahöhle gegen die Peritonealhöhle. — Beiderseits abgeschlossene Pleurahöhlen kommen bei den Crocodiliern vor (A. L. III, 2).

Bei anderen Reptilien, Varaniden, Schlangen (BUTTLER) und Schildkröten kommt es durch Verwachsung der Lungenoberfläche mit ihrer Umgebung zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verödung der Pleurahöhlen, ohne daß wahrscheinlich vorher ein Abschluß dieser Höhlen gegen die übrige Leibeshöhle erfolgt. — Ein selbständiges Septum pleuroperitoneale kommt jedoch, soweit bis jetzt bekannt ist, bei keiner Saurierform vor.

Die Entstehung der Urnierenfalten bei Lacerta und ihre Beziehungen zu den Pleurahöhlen. Da die Urnierenfalten auch bei den Säugetieren bei der Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle eine wichtige Rolle spielen, sollen hier noch ein paar Bemerkungen über die Entstehung dieser Falten bei Lacerta und über die Veränderungen, die sie bei dieser Form während der Entwickelung erleiden, folgen. — Bekanntlich reicht bei

Lacerta die Urniere cranialwärts noch über das Gebiet der Ductus Cuvieri hinaus und kommt mit ihrem cranialsten Abschnitte in die Wand der Pericardialhöhle zu liegen (Fig. 71). — Mit den Ductus Cuvieri hängt sie dabei durch eine breite Bindegewebsmasse zusammen, die eine seitlich von ihr gelegene craniale Bucht der Peritonealhöhle begrenzt. — Wenn dann die Urniere sich allmählich an ihren cranialen Enden zurückbildet und retrahiert, entsteht aus dieser breiten Brücke eine Gekrösefalte, die an ihrem caudalwärts gerichteten freien Rande das Ostium abdominale des Müller'schen Ganges trägt (Bertelli 1896, 1898). — Die so entstandene Urnierenfalte gewinnt jedoch bald selbständiges Wachstum. — Sie schiebt sich caudalwärts vor und erreicht mit ihrem ventralen Ansatze zuerst das frontale Sinusgekröse, resp. das Septum pericardiaco-pleuroperitoneale (Fig. 74 *U. F*). und später noch die seitliche Leberkante. — Da aber inzwischen die Lungen zur Entwickelung gekommen sind, liegen die Urnierenfalten zwischen ihnen und der Leibeswand (Fig. 74) und bilden also zu dieser Zeit eine Strecke weit die seitliche Begrenzung der Pleurahöhlen. — Ob nun die definitiven Verhältnisse dadurch hergestellt werden, daß die Platte der Urnierenfalte zum größten Teile an die Leibeswand anwächst und nur ihre caudalen Abschnitte frei bleiben, oder ob sich ihr Ansatz allmählich an der Leibeswand caudalwärts verschiebt, ist vorläufig noch nicht klargestellt, doch hat nach meinen Beobachtungen der erstere Vorgang mehr Wahrscheinlichkeit für sich als der letztere.

Das Septum pleuroperitoneale der Vögel. Bei den Vögeln kommt es stets zur Ausbildung eines kompletten selbständigen Septum pleuroperitoneale, das derjenigen Bildung entspricht, welche die vergleichende Anatomie als Diaphragma pulmonale bezeichnet. — Dieses Septum ist, wie dieses Buttler (1889) und Bertelli (1898) gezeigt haben, nahezu ausschließlich ein Abkömmling der Nebengekröse. — Diese Bildungen zeigen beim Hühnchen ganz ähnliche Beziehungen zum Sinus venosus und der Leber, später zum Septum pericardiaco-pleuroperitoneale, wie bei Lacerta, nur sind sie gleich bei ihrem Auftreten viel massiger als dort. — Sie erstrecken sich,



Fig. 78. Querschnitt durch die Pleurahöhle und das Septum pericardiaco-pleuroperitoneale eines Hühnerembryo von 130 Stunden. *A.* Aorta. *Lg.* Lunge. *N.G.* Nebengekröse. *Oe.* Oesophagus. *S.p.pl.p.* Septum pericardiaco-pleuroperitoneale. *S.v.* Sinus venosus. *l.S.H.* linkes Sinushorn.

cranial mit dem Lgt. hepato-entericum zusammenfließend, caudal zu beiden Seiten des Oesophagus bis ins Magengebiet und rechterseits über dasselbe hinaus und finden ihren dorsalen Ansatz cranial an der Oesophaguswand selbst, weiter caudal gemeinschaftlich mit dem dorsalen Oesophagusgekröse an der dorsalen Leibeswand. — Ventral aber haften sie am Sinus venosus und an den dorsalen Leberkanten, und später, wenn sich der Sinus venosus von der Leber abgeschnürt hat, haften sie auch an dem dorsalen Teile des Septum pericardiaco-pleuroperitoneale (Fig. 78). — In diesen cranialen Teilen sind die Nebengekröse annähernd sagittal gestellt und begrenzen mit dem Ligamentum

hepto-entericum die sogenannten Recessus pulmo-hepatici der Peritonealhöhle. — In der Lebergegend (Fig. 79) bekommen sie eine schiefe Stellung, indem ihre Ebenen miteinander einen ventralwärts offenen stumpfen Winkel bilden. — Da nun während der weiteren Entwickelung die Leber sich mächtig verbreitert (BERTELLI 1896), wird der Winkel ein immer stumpferer, und die Ansätze der beiden Nebengekröse kommen mit den dorsalen Leberkanten schließlich in die unmittelbare Nachbarschaft der seitlichen Leibeswand zu liegen. — Dabei sitzen ihnen die Lungen breit auf.



Fig. 79.

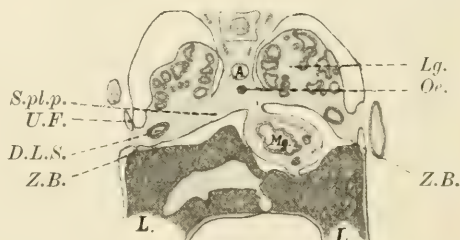


Fig. 80.

Fig. 79. Querschnitt durch Lunge, Magen und Leber eines 130 Stunden alten Hühnerembryo. *L.* Leber. *Lg.* Lunge. *Mg* Magen. *N.G.* Nebengekröse.

Fig. 80. Querschnitt durch die Pleurahöhlen und die ihnen benachbarten Organe eines 8 Tage alten Hühnerembryo. *A.* Aorta. *D.L.S.* diaphragmaler Luftsack. *L.* Leber. *Lg.* Lunge. *Mg.* Magen. *Oe.* Oesophagus. *S.pl.p.* Septum pleuro-peritoneale. *U.F.* Urnierenfalte. *Z.B.* Zwerchfellband der Leber.

Indem sich nun die seitlich von den Lungen befindlichen Teile beider Nebengekröse in der Lebergegend abknicken und an der Abknickungsstelle mit der Leibeswand verwachsen (Fig. 80), bilden sie jederseits eine annähernd frontal gestellte Scheidewand zwischen Pleurahöhle und Peritonealhöhle, die durch das Gewebe des dorsalen Oesophagusgekröses zu einer einheitlichen Platte verbunden werden (Fig. 80). — Der ventral von der Anwachsungsstelle übrig bleibende Abschnitt der Nebengekröse wird zum Zwerchfellsbande der Leber (Fig. 80).

Indem ferner die cranialsten schon früher spaltförmigen Abschnitte der Recessus pulmo-hepatici obliterieren, gewinnen in diesem Gebiete die Lungen direkten Anschluß an das Septum pericardiaco-pleuroperitoneale, mit dem sich dann das aus den Nebengekrösen hervorgegangene Septum pleuroperitoneale cranial unter spitzem Winkel vereinigt.

Auch beim Hühnchen kommt es zur Bildung einer Urnierenfalte. — Dieselbe scheint aber bei der Bildung des Septum pleuroperitoneale (Diaphragma pulmonale) keine wesentliche Rolle zu spielen. — Auch die Leber beteiligt sich bei den Vögeln in keiner Weise an der Abgrenzung der Pleurahöhlen. — Das Einwachsen von Muskelfasern aus der Leibeswand in das Septum pleuroperitoneale beginnt nach BERTELLI (1898) beim Hühnchen am 10. Tage der Bebrütung.

Septum pericardiaco-pleuroperitoneale, Septum pleuroperitoneale und Zwerchfell der Säuger.

Ungleich verwickelter als bei den Vögeln liegen bei den Säugern nicht nur die Verhältnisse der Bildung des Septum pericardiaco-pleuroperitoneale (Septum transversum der Autoren), sondern auch die im

Anschlusse an die erstere erfolgende Bildung eines Septum pleuroperitoneale, welches, vereint mit einem Anteile des ersteren, das Zwerchfell hervorgehen läßt. — Vor allem besteht ein Hauptunterschied zwischen den Sauropsiden, Amphibien und Fischen einer- und den Säugern andererseits in dem frühzeitigen und einheitlichen Auftreten des Septum pericardiaco-pleuroperitoneale, welches wir der Einfachheit halber in der Folge als Septum transversum bezeichnen wollen. — Dasselbe entsteht nämlich dort schon zu einer Zeit (Kaninchen, Katze), in welcher der Herzschlauch in seinen caudalen Partieen noch paarig ist.

Wie Ravn (1889) gezeigt hat, kommuniziert die primitive Pericardialhöhle bei Kaninchenembryonen mit 8—9 Ursegmenten caudalwärts mit der übrigen Leibeshöhle noch vollkommen frei, und eine Verbindung des splanchnischen Mesoblastes über der wulstartig in die Leibeshöhle vorspringenden V. omphalo-mesenterica (Fig. 81) mit der

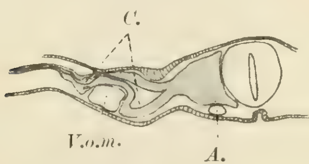


Fig. 81.

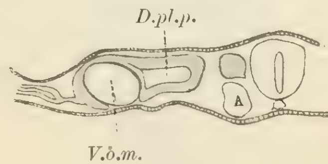


Fig. 82.

Fig. 81. Querschnitt durch die Keimscheibe eines Kaninchens mit 8 Ursegmenten. *A.* Aorta. *C* Leibeshöhle. *V.o.m.* V. omphalo-mesenterica.

Fig. 82. Querschnitt durch eine Kaninchenkeimscheibe mit 11—12 Ursegmenten. *D.pl.p.* Ductus pleuro-pericardiacus. *A.* Aorta. *V.o.m* V. omphalo-mesenterica.

Somatopleura besteht noch nicht. Erst bei Embryonen mit 10—11 Ursegmenten tritt eine solche Verbindung ein, indem der Splanchnopleura-Ueberzug der V. omphalo-mesenterica zuerst dorsal, dann aber auch seitlich mit der Somatopleura verschmilzt und so den Uebergang von Gefäßen (Ductus Cuvieri und V. umbilicalis) aus der Leibeswand in die V. omphalo-mesenterica ermöglicht. — Dabei erstreckt sich die Verwachsung der dorsalen Wand der Vene etwas weiter cranial, als die der lateralen. — Die primitive Pericardialhöhle kommuniziert somit schon bei Kaninchenembryonen von 11—12 Ursegmenten nur noch medial von den V. omphalo-mesentericae mit der übrigen Leibeshöhle (Fig. 82).

Ravn (1880) meint, daß wenigstens kurze Zeit hindurch auch an der lateralen Seite der V. omphalo-mesentericae eine solche Kommunikation bestehe, die der ventralen Kommunikation der Pericardialhöhle mit der Peritonealhöhle bei anderen Wirbeltieren entspräche, und diese Meinung ist ja auch insofern richtig, als zuerst die dorsale Wand der V. omphalo-mesenterica sich mit der Leibeswand verbindet, eine Verbindung, welche dem Mesocardium laterale anderer Wirbeltiere entspricht und dann erst ihre laterale Wand anwächst. — Aber in der Regel erfolgt diese Verwachsung so rasch, daß schon bei Kaninchenembryonen von 13—14 Ursegmenten keine Spur einer Kommunikation lateral von den V. omphalo-mesentericae mehr nachweisbar ist Fig. (83). Es ist diese Kommunikation schon vollkommen geschlossen, noch bevor in der in Frage kommenden Region des Körpers die Darmrinne sich zum Rohre geschlossen hat (Fig. 83).

Ist dieser Verschluß schließlich erfolgt, der Herzschlauch seiner ganzen Länge nach unpaar geworden und bildet infolge des Schwundes des Mesocardium anterius und des größten Teiles des Mesocardium posterius die primitive Pericardialhöhle einen einheitlichen Hohlraum, so kommuniziert sie nur noch dorsomedial von den Uebergangsstellen der Ductus Cuvieri in den aus den V. omphalo-mesentericae hervorgegangenen Abschnitt des Sinus venosus, jederseits durch einen relativ engen Gang, den Ductus pleuro-pericardiacus [1]), mit der übrigen Leibeshöhle und besitzt ventral von dieser Uebergangsstelle eine aus dem Mesoderm der vorderen Darmpforte gebildete caudale Wand (Fig. 84), die allerdings von dem ihr aufsitzenden caudalen Abschnitte des Herzschlauches, aus dem später der Sinus venosus hervorgeht, eingenommen wird und unmittelbar in die zu dieser Zeit noch aus Mesoderm und Entoderm gebildete provisorische Präcardialwand übergeht. — Diese caudale Wand stellt die einheitliche Anlage des Septum transversum dar.

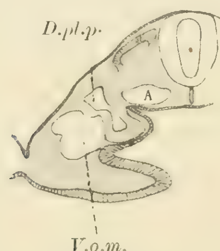


Fig. 83.

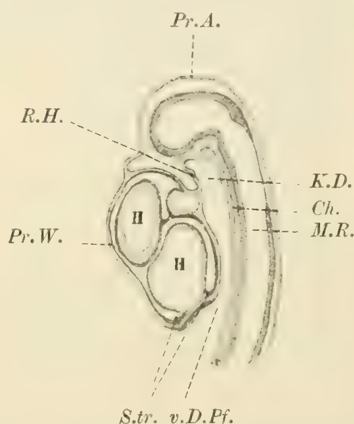


Fig. 84.

Fig. 83. Querschnitt durch eine Kaninchenkeimscheibe mit 14 Ursegmenten. Bezeichnungen wie in Fig. 82.

Fig. 84. Medianer Sagittalschnitt durch einen Kaninchenembryo mit 18 Ursegmenten. *Ch.* Chorda. *H.* Herzschlauch. *K.D.* Kopfdarm. *M.R.* Medullarrohr. *Pr.A.* Proamnios. *Pr.W.* Präcardialwand. *R.H.* Rachenhaut. *S.Tr.* S. transversum. *v.D.Pf.* vordere Darmpforte.

Bestandteile des Septum transversum. Ihr mittlerer, den Sinus venosus mit der Präcardialwand verbindender Abschnitt entspricht dem Mesohepaticum anterius, ihr die Ductus Cuvieri beherbergender Teil den Mesocardia lateralia niederer Formen. — Die Leber ist, da sie zu dieser Zeit noch gar nicht angelegt ist, bei den Säugern ursprünglich an der Bildung der Scheidewand zwischen Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle gar nicht beteiligt.

Infolge der bedeutenden Volumszunahme der einzelnen Teile des Herzschlauches kommt es nun allmählich zu einer beträchtlichen Ausweitung der primitiven Pericardialhöhle und Hand in Hand mit ihr zu einer bedeutenden Vergrößerung der caudalen Wand dieser Höhle. — Dabei nimmt die diese Wand bildende Mesodermmasse an Mächtigkeit zu, und es kommt an der sie überkleidenden Schicht von Entoderm zur Ausbildung eigentümlicher Falten oder zottenartiger Bildungen, die als Dottergangszotten bezeichnet werden (Fig. 85). Schon

1) Recessus parietalis dorsalis von HIS.

in dieser frühen Periode der Entwickelung ist das Septum transversum schief gestellt, so daß es in craniocaudaler Richtung dorsoventral absteigt. — Seine die Ductus Cuvieri beherbergenden Ränder bilden, leistenförmig vorspringend, die laterale Begrenzung (Fig. 86) der Eingänge in die Ductus pleuro-pericardiaci, die ihrerseits durch den die Vorkammer und den Sinus venosus mit dem Darm verbindenden Rest des Mesocardium posterius voneinander getrennt erscheinen (Fig. 86).

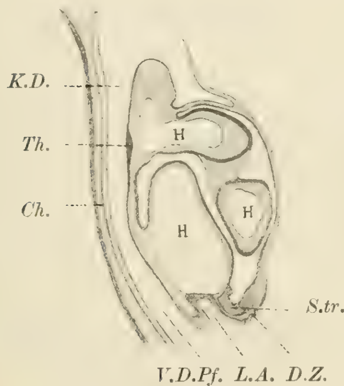


Fig. 85.

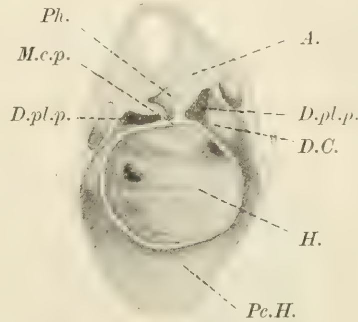


Fig. 86.

Fig. 85. Medianer Sagittalschnitt durch die Pericardialhöhle eines 10 Tage alten Kaninchenembryos. *D.Z.* Dottergangszotten. *L.A.* Leberanlage. *Th.* mittlere Schilddrüsenanlage. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 84.

Fig. 86. Höhlenansicht des caudalen Teiles der Pericardialhöhle eines Kaninchenembryo vom 9. Tage. (Nach Ravn.) *A.* Aorta. *D.pl.p.* Ductus pleuro-pericardiacus. *D.C.* Ductus Cuvieri. *H.* Herz. *Mc.p.* Mesocardium posterius. *Ph.* Pharynx.

Die weiteren Veränderungen, die sich nun am Septum transversum vollziehen, sind vor allem auf 3 Prozesse zurückzuführen: 1) auf die Entwickelung der Leber, 2) auf die Ausdehnung der Pericardialhöhle selbst und 3) auf die Abschnürung des Sinus venosus und seiner beiden Hörner von dem Septum.

Beziehungen der Leberanlage zum Septum transversum. Schon bei Kaninchenembryonen des 10. Tages ragt der Leberblindsack (Fig. 85 *L. A.*) in das Septum transversum hinein. — Indem sich nun von ihm aus, besonders in der Umgebung der V. omphalo-mesentericae und der Endstücke der V. umbilicales, die Leberschläuche entwickeln, dringen dieselben immer weiter in den ventralen Abschnitt der Bindegewebsmasse des Septum transversum

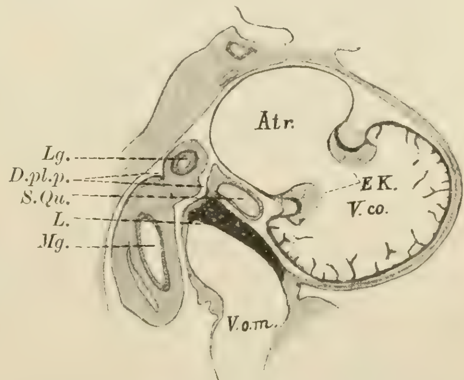


Fig. 87. Sagittalschnitt links von der Medianebene durch die Pericardialhöhle und die angrenzenden Organe eines 12 Tage alten Kaninchenembryo. *Atr.* Vorkammer. *D.pl.p.* Ductus pleuro-pericardiacus. *E.K.* Endocardkissen des Auricularkanals. *L.* Leber. *Lg.* Lunge. *Mg.* Magen. *S.Qu.* Sinusquerstück. *V.c.o.* Herzkammer. *V.o.m.* V. omphalo-mesenterica.

vor und durchsetzen denselben schließlich vollständig, bis an die ventrale und seitliche Leibeswand, und lassen nur den die Ductus Cuvieri beherbergenden Abschnitt des Septums, also seine dorsalsten und cranialsten Teile frei. — So sehen wir also auch bei den Säugetieren, allerdings erst sekundär, die craniale Leberfläche, die aber hier stets von einer ansehnlichen Bindegewebslage bedeckt ist, die caudale Wand der Pericardialhöhle bilden (Fig. 87).

Während sich das Lebergewebe im Septum transversum immer weiter ausbreitet, kommt es ferner zur allmählichen Abschnürung des Sinus venosus von demselben.

Bildung der Membrana pleuro-pericardica. Diese Abschnürung schreitet linkerseits rascher fort als rechts und führt zur Bildung eines besonderen, rein bindegewebigen Abschnittes des Septum transversum, der zum Teil die ventrale Wand des Ductus pleuro-pericardiacus bildet (Fig. 86), er wird als Membrana pleuro-pericardiaca bezeichnet. — In der Mitte steht diese noch ganz niedrige Membran mit dem breiten ventralen Darmgekröse, welches hier die Verbindung zwischen Lunge und Vorkammerabteilung des Herzens herstellt und die Lungenvene beherbergt, in Verbindung und ist daher nur seitlich von diesem Gebilde als selbständige Bildung nachweisbar. — Sie entspricht wenigstens in ihrer ersten Anlage zweifellos dem frontalen Sinusgekröse niederer Formen (vergl. Fig. 87 mit Fig. 69).

Die Entstehung der Membrana pleuro-pericardiaca ist jedoch nicht bloß durch die Abschnürung des Sinus venosus vom Septum transversum bedingt. — Vielmehr spielt bei derselben die Ausdehnung der Pericardialhöhle, wie besonders BRACHET (1897) gezeigt hat, eine nicht unwesentliche Rolle, indem sich parallel mit derselben nicht nur das ganze Septum transversum, sondern auch besonders die an die Ductus Cuvieri anschließenden, rein bindegewebigen Partieen desselben vergrößern. — Da sich ferner infolge der Verschiebung des Herzens und mit ihm des Leberanteiles des Septum transversum in caudaler Richtung, der Verlauf der Ductus Cuvieri in der Weise ändert, daß sie aus der ursprünglich dorsoventralen Richtung allmählich eine schief craniocaudale annehmen, bis sie sich schließlich fast parallel zur Trachea einstellen, wobei sich die Entfernung zwischen ihnen und der Leber besonders seitlich stetig vergrößert, werden besonders die lateralen Teile der Membrana pleuro-pericardiaca verhältnismäßig umfangreich.

Die Pleurarinnen der Pericardialhöhle und der Abschluß der Ductus pleuro-pericardiaci. Gleichzeitig verändern sich aber auch die Mündungen der beiden Ductus pleuro-pericardiaci zu schlitzförmigen Spalten, die cranialwärts rinnenförmig auslaufen. — Diese Rinnen, BRACHET (1897) hat sie Pleuro-pericardialrinnen genannt, werden medial (Fig. 88) von dem an der Dorsalwand der primitiven Pericardialhöhle vorspringenden, durch die mesodermale Wand von Trachea und Oesophagus gebildeten mächtigen Längswulst und seitlich von der medialen Wand des Ductus Cuvieri begrenzt. — Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die Ductus Cuvieri nicht, wie dies HIS (1881), USKOW (1883) und RAVN (1889) annehmen, aktiv aus der Wand der Pericardialhöhle heraustretend, eine Konvergenzbewegung ausführen und so, die Membranae pleuro-pericardiacae gewissermaßen nach sich ziehend, sie zur Entwickelung bringen, sondern daß, wie dies BRACHET (1897) richtig hervorhebt, die Ductus Cuvieri zwar

ihre Stellung in dem oben angedeuteten Sinne ändern, die Vergrößerung der Membranae pleuro-pericardiacae aber, sowie die des ganzen Septum transversum nur als eine Folgeerscheinung der mächtigen Ausdehnung der Pericardial- und der Pleuroperitonealhöhle zu betrachten ist.

Der Abschluß der Pericardial- gegen die Pleurahöhle erfolgt nun, wie ebenfalls BRACHET (1897) mitgeteilt hat, dadurch, daß sich die Ductus Cuvieri zunächst an die Vorkammer des Herzens anlegen (vergl. Fig. 88) und allmählich in caudocranialer Richtung mit ihrer Wand verschmelzen und daß dann weiter, einerseits der Trachealwulst der dorsalen Pericardialhöhlenwand in der cranialen Fortsetzung des ventralen (Lungen-)Gekröses mit der Vorkammerwand und beiderseits auch mit den benachbarten Wandungen der Ductus Cuvieri verschmilzt. — Durch diesen Prozeß werden (BRACHET) die Pleuro-pericardialrinnen zu engen Kanälen umgewandelt, die sich aber schließlich

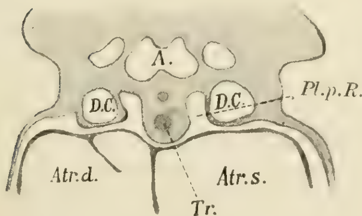


Fig. 88.

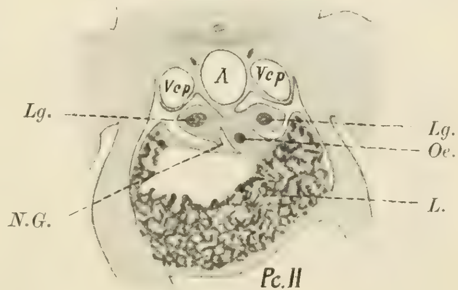


Fig. 89.

Fig. 88. Querschnitt durch die Gegend der Pleuro-pericardialrinnen eines Meerschweinchenembryo von 5 mm Kopflänge. *Atr.d., s.* rechte, linke Vorkammer. *A.* Aorta. *D.C.* Ductus Cuvieri. *Pl.p.R.* Pleuro-pericardialrinnen. *Tr.* Trachea.

Fig. 89. Querschnitt durch die Lungengegend eines Katzenembryo von 7 mm Kopflänge. *A.* Aorta. *N.G.* Nebengekröse *L.* Leber. *Lg.* Lunge. *Oe.* Oesophagus. *Pc.H.* Pericardialhöhle. *V.c.p.* Vena cardinalis posterior.

auch durch Verwachsung ihrer Wandungen schließen. — So erfolgt also der Verschluß der Pericardialhöhlenmündungen der Ductus pleuro-pericardiaci bei den Säugern auch durch Verwachsungsvorgänge im Bereiche der Pleurarinnen, aber doch in wesentlich anderer Weise als bei den Sauropsiden.

Die primitiven Pleurahöhlen und ihre Begrenzung. Schon geraume Zeit, bevor sich die endgiltige Scheidung der Pericardial- von der Pleuroperitonealhöhle vollzieht, haben sich die beiden Lungen entwickelt und springen in die dorsal von der Leber und dem Sinus venosus gelegenen, paarigen Abschnitte der Pleuroperitonealhöhle vor, deren cranialste Abschnitte als Ductus pleuro-pericardiaci bezeichnet wurden und die wir deshalb als primitive Pleurahöhlen bezeichnen können. — Dieselben sind gegeneinander dorsal vom Oesophagus durch das kurze dorsale Oesophagusgekröse abgegrenzt, ventral durch das ventrale Oesophagus- und das rechterseits neben ihm gelegene Neben- oder Leberhohlvenengekröse. — In das letztere schiebt sich ein kleiner Teil der rechten Lunge caudalwärts vor. Im Bereiche des Sinus venosus haften ventrales Oesophagus- und Neben-

gekröse gemeinschaftlich am Septum transversum, weiter caudal finden sie ihren Ansatz an der dorsalen Fläche der Leber nebeneinander (Fig. 89). Zwischen beiden befindet sich eine Peritonealhöhlenbucht, die dem Recessus pulmo-hepaticus dexter der Sauropsiden und Amphibien entspricht und von HIS (A. L. III, 11, 1880 †) wegen ihrer Beziehungen zum Netzbeutel als Recessus superior sacci-omenti bezeichnet wurde.

Ein linkes Nebengekröse kommt bei den Säugern zwar zur Anlage, aber in der Regel nicht zur weiteren Entwickelung, so daß z. B. bei Kaninchenembryonen vom Ende des 11. Tages an nur ein rechtes Nebengekröse mehr besteht. — Indem sich nun die Lungen weiter entwickeln, kommt es zu einer allmählichen Ausweitung der primitiven Pleurahöhlen. — Gleichzeitig entwickeln sich aber auch jene Bildungen, die schließlich den Abschluß der Pleurahöhlen gegen die Peritonealhöhle und somit die Bildung des Septum pleuroperitoneale herbeiführen.

Bildung der Urnierenfalten und der Membrana pleuroperitonealis. In erster Linie sind es auch bei den Säugern wie bei den Sauriern die Urnierenfalten (BERTELLI 1898), die dabei eine wichtige Rolle spielen. Sie verhalten sich nicht bei allen Säugern, bei denen ihre Entwickelung bis jetzt studiert ist, in gleicher Weise. — Beim Meerschweinchen (BERTELLI 1896) und der Katze (HOCHSTETTER 1900) bildet die Urnierenfalte in ihrer ersten Anlage eine faltenförmige, an der seitlichen Wand des cranialsten Abschnittes der Pleuroperitonealhöhle bis auf das Septum transversum auslaufende Fortsetzung der Urnierenleiste. Die caudal konkavrandig begrenzte Falte wächst rasch caudalwärts vor und bildet so eine Platte (Fig. 90),

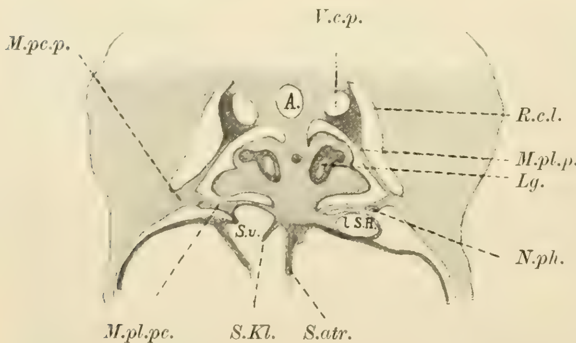


Fig. 90. Querschnitt durch die primitiven Pleurahöhlen in der Höhe der M. pleuroperitoneales eines Meerschweinchenembryo von 6 mm Kopflänge. *A.* Aorta. *Lg.* Lunge. *l.S.H.* linkes Sinushorn. *M.pl.p.* Membrana pleuroperitonealis. *M.pl.pc.* Membrana pleuro-pericardiaca. *M.pc.p.* Membrana pericardiaco-peritonealis. *N.ph.* N. phrenicus. *S.atr.* Septum atriorum. *S.v.* Sinus venosus. *S.Kl.* Sinusklappen. *V.c.p.* V. cardinalis posterior.

welche die medial von ihr gelegene primitive Pleurahöhle von einer lateral gelegenen Peritonealhöhlenbucht, dem R. cranio lateralis (Fig. 90 *R.c.l.*) BRACHET's (1895), scheidet. — BRACHET hat sie deshalb mit Recht als Membrana pleuroperitonealis bezeichnet. — Da sie konkavrandig begrenzt ist, besitzt sie einen dorsalen, in die Urnierenleiste und einen ventralen, über das Septum transversum in die dorsale Leberkante übergehenden Ausläufer, die ungefähr dem entsprechen, was USKOW als die dorsalen und ventralen Pfeiler der dorsalen Zwerchfellsanlage bezeichnet hat[1]). — Soweit nun die Membrana pleuroperitonealis an

1) Der ventrale Ausläufer entspricht auch wirklich vollständig dem ventralen Pfeiler USKOW's, der dorsale jedoch nicht, wie sich dies aus dem Folgenden ergeben wird.

jenem Abschnitte des Septum transversum, der früher als Membrana pleuro-pericardiaca bezeichnet wurde, haftet, teilt sie dieselbe in zwei Abschnitte, deren größerer, an der Abgrenzung der Pleurahöhle nunmehr beteiligter, als eigentliche Membrana pleuro-pericardiaca, deren kleinerer an der Begrenzung des Recessus craniolateralis Anteil nehmender aber als Membrana pericardiaco-peritonealis (BRACHET 1895) bezeichnet wird (Fig. 90). Daß die Membrana pleuro peritonealis der Säuger der Urnierenfalte der Sauropsiden homolog ist, beweist ihre Beziehung zum Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges, das, wie BERTELLI (1896) gezeigt hat auch beim Meerschweinchen am Rande der Pleuroperitonealmembran ausläuft.

Bildung der caudalen Begrenzungsfalten der Pleurahöhlen. Etwas später als die Pleuroperitonealmembranen treten am caudalen Ende der primitiven Pleurahöhlen bei Katze und Meerschweinchen die von mir (1899) so genannten caudalen Begrenzungsfalten dieser Höhle auf. — Dieselben entwickeln sich auf den beiden Seiten etwas verschieden. — Rechterseits ist es die caudalwärts von der Lunge befindliche verdickte, an der Leber haftende Partie des Nebengekröses, an der dieselbe als leistenförmiger, eine caudale Pleurahöhlenbucht begrenzender, dorsalwärts am dorsalen Gekröse bis zur Urniere auslaufender Vorsprung entsteht (Fig. 91). — Linkerseits, wo ja zu dieser Zeit ein Nebengekröse nicht mehr vorkommt, ist es die mächtig verdickte mesodermale Wand des Oesophagus am Uebergange in den Magen, und vor allem das Gekröse dieses Darmabschnittes, welche einen ähnlichen leistenförmigen Vorsprung bilden (Fig. 91). — Ventral gehen diese caudalen Begrenzungsfalten auf die dorsale Fläche der Leber über.

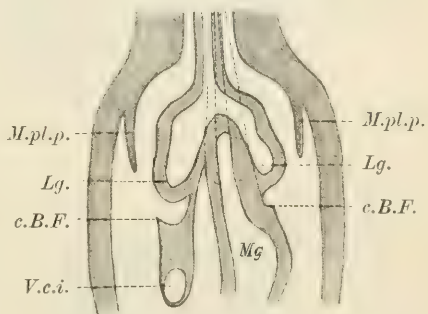


Fig. 91. Frontalschnitt durch den cranialsten Abschnitt der Pleuroperitonealhöhle eines Säugerembryos. Schema, etwas modifiziert nach BRACHET. *c.B.F.* caudale Begrenzungsfalte. *Lg.* Lunge. *Mg.* Magen. *M.pl.p.* Membrana pleuro-peritonealis. *V.c.i.* V. cava posterior.

Beim Kaninchen, bei dem die Entwickelung der in Betracht kommenden Teile am besten untersucht ist (USKOW 1883, RAVN 1889), BRACHET 1895), treten die caudalen Begrenzungsfalten der Pleurahöhlen nur um weniges später als die Urnierenfalten auf und hängen sobald sie einmal deutlich entwickelt sind, mit den letzteren in der Weise zusammen, daß (Fig. 92b) der ventrale Ausläufer der Begrenzungsfalte jederseits an der dorsalen Fläche der Leber in den ventralen Ausläufer der Membrana pleuroperitonealis übergeht, während der dorsale Ausläufer dieser Falte, an der ventralen Fläche der Urniere nahe dem Mesenterialansatze cranialwärts auslaufend [1]), schließlich mit der Urnierenleiste vereinigt, in die Membrana pleuroperitonealis übergeht (Fig. 92a). — Auch bei Katze und Meerschweinchen kommt es freilich erst relativ spät zur Vereinigung der Ausläufer der Pleuroperitonealmembranen mit denen der caudalen Begrenzungsfalten.

1) Ihn hat USKOW eigentlich als dorsalen Pfeiler der Zwerchfellsanlage beschrieben.

Abschluß der Kommunikationsöffnung zwischen Pleurahöhle und Peritonealhöhle. Die Kommunikationsöffnung zwischen Pleura- und Peritonealhöhle wird dann durch die ineinander übergehenden Ränder der caudalen Begrenzungsfalte und der Pleuroperitonealmembran umgrenzt. — Indem sich in der Folge die Begrenzungsränder dieser Oeffnung einander immer mehr nähern, wird die Oeffnung immer kleiner und schließt sich endlich vollständig, und damit ist dann der gänzliche Abschluß der Pleurahöhlen gegen die Peritonealhöhle durchgeführt.

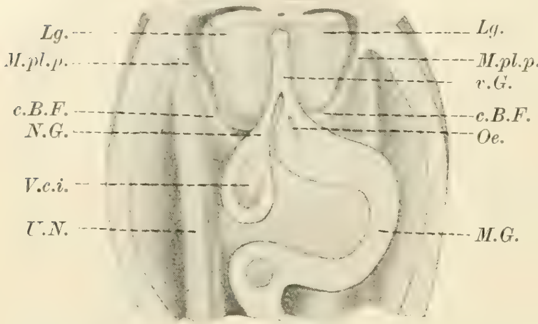


Fig. 92a.

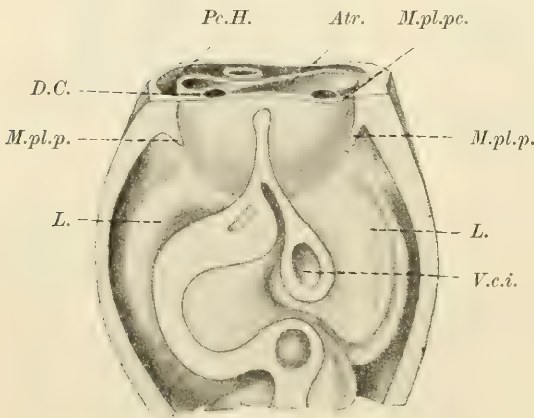


Fig. 92b.

Fig. 92. Frontalschnitt durch einen Teil des Rumpfes eines Rattenembryo auf der Entwickelungsstufe eines 15 Tage alten Kaninchenembryo. (Nach RAVN.) Höhlenpräparat. a Ansicht der dorsalen, b der ventralen Hälfte. *Atr.* Vorkammer. *c.B.F.* caudale Begrenzungsfalte. *L.* Leber. *Lg.* Lunge. *D.C.* Ductus Cuvieri. *M.G.* Mesogastrium. *M.pl.p.* Membrana pleuroperitonealis. *M.pl.pc.* Membrana pleuro-pericardiaca. *N.G.* Nebengekröse. *Pc.H.* Pericardialhöhle. *U.N.* Urniere. *V.c.i.* Vena cava posterior.

Da die ventralen miteinander in Verbindung tretenden Ausläufer der Pleuroperitonealmembranen und der caudalen Begrenzungsfalten an der Leber haften, ist es, wie schon RAVN 1889 gezeigt hat, klar, daß ein kleiner Abschnitt der dorsalen Leberfläche jederseits sich an der Bildung der Wand der Pleurahöhlen beteiligt, ein Abschnitt, der um so größer erscheinen wird, je mehr die Leber an Masse zunimmt und je stärker sich die Pleurahöhlen parallel mit der Entwickelung der Lungen ausdehnen. — Dieser der Pleurahöhle zugewendete Abschnitt der Leberoberfläche zeichnet sich nun so, wie die dorsale Leberfläche überhaupt dadurch aus, daß er stets von einer dicken Lage Bindegewebes bedeckt ist (Fig. 93), welche Lage später zur Bildung des definitiven Diaphragmas herbeigezogen wird.

Veränderungen der Pleuroperitonealmembranen. Bevor es jedoch zum endgiltigen Abschlusse der Pleurahöhlen kommt, treten infolge des mächtigen Wachstumes der Leber einer- und der immer mehr zunehmenden Ausdehnung der Pleurahöhlen andererseits,

Veränderungen sowohl in der Stellung als auch in der Ausdehnung der Pleuroperitonealmembranen auf. Indem sich nämlich die Leber auf Kosten dieser Membranen und ihrer ventralen Ausläufer[1]) vergrößert, werden sie kürzer, und indem sich die Pleurahöhlen seitlich ausdehnen, werden sie aus ihrer ursprünglichen, ventral divergierenden (Fig. 90) in eine ventral konvergierende Stellung (Fig. 94) zu einander gebracht.

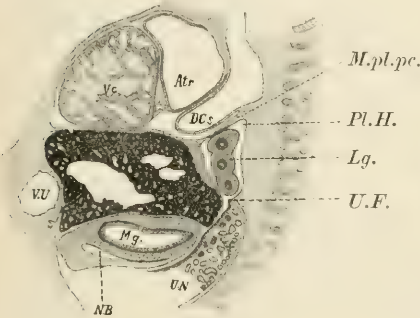


Fig. 93.

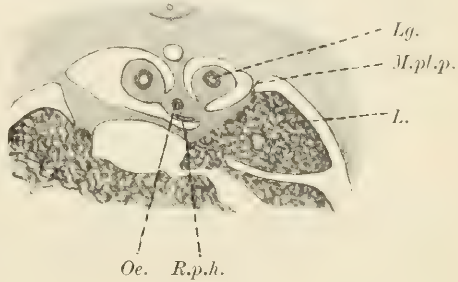


Fig. 94.

Fig. 93. Sagittalschnitt durch den Rumpf eines 14 Tage alten Kaninchenembryo links von der Mittelebene. *Atr.* Vorkammer. *D.C.s.* Ductus Cuvieri sinister. *Lg.* Lunge. *M.pl.pc.* Membrana pleuro-pericardiaca. *Mg.* Magen. *N.B.* Netzbeutel. *Pl.H.* Pleurahöhle. *U.F.* Urnierenfalte. *U.N.* Urniere. *V.U.* V. umbilicalis. *V.c.* Herzkammer.

Fig. 94. Querschnitt durch die Pleurahöhle eines 15 Tage alten Kaninchenembryo. *L.* Leber. *Lg.* Lunge. *M.pl.p.* Membrana pleuro-peritonealis. *Oe.* Oesophagus. *R.p.h.* Recessus pulmo-hepaticus.

Ueber die Veränderungen welche die Pleuraperitonealmembranen während der Entwickelung bei anderen Säugern als beim Kaninchen erleiden, liegen noch keinerlei genauere Angaben vor, nur für eine Anzahl menschlicher Embryonen hat Swaen (1896, 1897) sehr detaillierte Angaben gemacht, aus denen hervorgeht, daß sowohl in der Anlage, als auch in der weiteren Entwickelung dieser Membranen recht beträchtliche Abweichungen von den für das Kaninchen festgestellten Verhältnissen bestehen, daß aber doch im Prinzipe diese Membranen sich in ganz ähnlicher Weise wie dort an der Bildung des Zwerchfelles beteiligen, welches im übrigen aus denselben Bestandteilen hervorgeht, wie bei allen übrigen Säugern.

Vereinigung der paarigen Anlagen des Septum pleuroperitoneale. Die Anlage der die Pleurahöhlen gegen die Peritonealhöhle zu abschließenden Scheidewand, die auch als dorsales Diaphragma bezeichnet wird, ist somit vorerst paarig und besteht beiderseits aus drei verschiedenen Teilen: aus einem Abschnitte der Leber, aus der Pleuroperitonealmembran und aus der caudalen Begrenzungsfalte der Pleurahöhle. — Dorsal vom Oesophagus sind die beiden Pleurahöhlen nur durch das dorsale Oesophagusgekröse voneinander geschieden (Fig. 94), und da die caudalen Begrenzungsfalten dorsal diesem Gekröse aufsitzen, vereinigt dasselbe die Scheidewandanlagen der beiden Seiten. — Ventral vom Oesophagus dagegen und an seiner rechten Seite liegt, zwischen die beiden Pleurahöhlen

1) Brachet hat die dabei sich abspielenden, recht komplizierten Vorgänge in sehr ausführlicher Weise geschildert.

vorgeschoben, der Recessus pulmo-hepaticus dexter (Fig. 92). — Von der rechten Pleurahöhle trennt ihn das Nebengekröse, von der linken, der Oesophagus und sein ventrales Gekröse (Fig. 89, 94). — Noch bevor aber der endgiltige Abschluß der Pleurahöhlen gegen die Peritonealhöhle zu erfolgt, obliteriert beim Kaninchen und allen einen infracardialen Lungenlappen besitzenden Säugern dieser Recessus in der Höhe der Cardia[1]) des Magens eine kurze Strecke weit, indem an dieser Stelle das Nebengekröse mit dem ventralen Oesophagusgekröse und der Oesophaguswand verwächst. — Dadurch werden die Scheidewandanlagen der beiden Seiten auch an der Seite des Oesophagus und ventral von ihm miteinander vereinigt und hängen jetzt an der dorsalen mit einer dicken Bindegewebslage überzogenen Leberfläche überall kontinuierlich miteinander zusammen.

Dorsales und ventrales Diaphragma. Diese die Pleurahöhlenoberfläche der Leber überziehende Bindegewebslage hängt aber auch, und zwar kontinuierlich, mit der die Pericardialhöhlenfläche dieses Organes bedeckenden Bindegewebslage zusammen (Fig. 93). — Dadurch steht die Anlage des Diaphragma dorsale in unmittelbarer Verbindung mit der Anlage des Septum pericardiaco-peritoneale, welches auch als ventrales Diaphragma bezeichnet wird. — Nur die Ansatzlinie der Membrana pleuro-pericardiaca an der Leber markiert die Grenze zwischen den an der Bildung dieser Scheidewände beteiligten Oberflächenabschnitten dieses Organes (Fig. 93) und gestattet so die Abgrenzung eines ventralen, die caudale Wand der Pericardialhöhle bildenden und eines dorsalen, die beiden Pleurahöhlen von der Peritonealhöhle sondernden Abschnittes der Anlage des Zwerchfelles.

Abschnürung der Leber von der Zwerchfellsanlage und Bildung des muskulös-sehnigen Zwerchfelles. Wenn es nun in ähnlicher Weise wie bei den Vögeln zu einer Abspaltung der Leber von der sie bedeckenden Bindegewebsplatte kommt, an die seitlich und caudal die aus den Pleuroperitonealmembranen und aus den caudalen Begrenzungsfalten hervorgegangenen Teile der Zwerchfellsanlage anschließen, so wird die ganze Zwerchfellsanlage selbständig und bildet eine gemeinsame kuppelförmige Scheidewand zwischen Pericardial- und Pleurahöhlen einer- und der Peritonealhöhle andererseits. — Sie wird, indem von der Peripherie Muskulatur in sie einwächst, zum muskulös-sehnigen Zwerchfell. — Die Abschnürung der Leber von der Zwerchfellanlage ist jedoch keine vollständige, sie bleibt vielmehr durch das Ligt. falciforme und das Ligt. coronarium, sowie im Bereiche eines Teiles ihrer dorsalen Fläche dort, wo die hintere Hohlvene aus ihr hervorkommt, mit dem letzteren in Verbindung.

Zwerchfellsband der Urniere. Mit dem Dorsalteile des Zwerchfelles steht bei den Embryonen vieler Säugetiere das craniale Ende der Urniere durch eine faltenartige Bildung im Zusammenhange, die sich in das Gekröse des MÜLLER'schen Ganges fortsetzt. — KÖLLIKER hat diese Bildung als Zwerchfellsband der Urniere beschrieben. — Ihre Existenz ist verständlich aus dem ursprünglichen Zusammenhange der Urnierenleiste mit der Membrana pleuroperitonealis,

---

1) Beim Menschen und wahrscheinlich allen Säugern, die einen infracardialen Lungenlappen nicht besitzen, obliteriert der ganze Recessus. — Bei Säugern mit infracardialen Lungenlappen dagegen erhält sich der von der Peritonealhöhle abgetrennte Recessus an der Seite des Oesophagus zeitlebens (HOCHSTETTER 1888).

ein Zusammenhang, der sich auch noch eine Zeit lang erhalten kann, nachdem die Membrana pleuroperitonealis im Zwerchfell aufgegangen ist.

Herstellung der definitiven Beziehungen zwischen der Pericardialhöhle und den Pleurahöhlen. Noch bevor die Pleurahöhlen ganz geschlossen sind, in rascherem Tempo aber, nachdem dieser Verschluß perfekt geworden ist, dehnen sich die Pleurahöhlen, die ursprünglich rein dorsal von der Pericardialhöhle liegen (Fig. 95), zuerst lateral-, dann ventralwärts aus und dringen so, gewissermaßen die Pericardialhöhle umwachsend und die Leibeswand spaltend, ventralwärts vor, so daß die Pericardialhöhle, die, während ihre ventrale Begrenzung von der Leibeswand gebildet wurde, zuerst nur dorsal, in der Membrana pleuropericardiaca eine selbständige Wand besaß, nun allmählich ringsum eine solche erhält (Uskow) [Fig. 96]. — Während aber beim Menschen und den Säugern, denen ein selbständiger infracardialer Lungenlappen mangelt, die caudale Wand der Pericardialhöhle mit dem Zwerchfell in Verbindung bleibt, dringt, wie dies Uskow (1883) ausführlich dargelegt hat, beim Kaninchen und anderen einen infracardialen Lungenlappen besitzenden Säugern eine diesen Lungenlappen beherbergende Pleurahöhlenbucht zwischen Oesophagus und hintere Hohlvene ventralwärts und nach links hin vor (Fig. 96) und führt eine fast vollständige Abspaltung auch der caudalen Wand der Pericardialhöhle, vom Zwerchfell herbei. — So liegt jetzt die Pericardialhöhle allenthalben eine selbständige membranöse Wand besitzend, zwischen den beiden Pleurahöhlen drin, von ihnen umgeben. — Indem es nun in der membranösen Pericardialwand zur Differenzierung einer fibrösen Mittelschicht kommt, wird der fibröse Pericardialsack gebildet, der, an seiner Oberfläche von den Mediastinalplatten der Pleura überzogen, durch dieselben und durch zwischen sie eingelagertes Bindegewebe mit der vorderen Brustwand und dem Zwerchfelle in Verbindung steht.

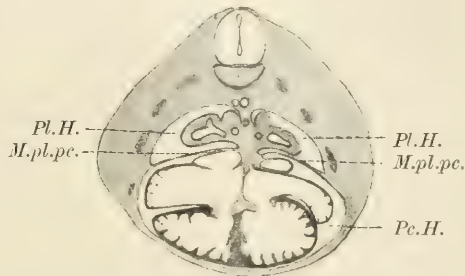


Fig. 95. Querschnitt durch die Brustregion eines Kaninchenembryo vom 15. Tage. *M.pl.pc.* Membrana pleuro-pericardiaca. *Pc.H.* Pericardialhöhle. *Pl.H.* Pleurahöhle.

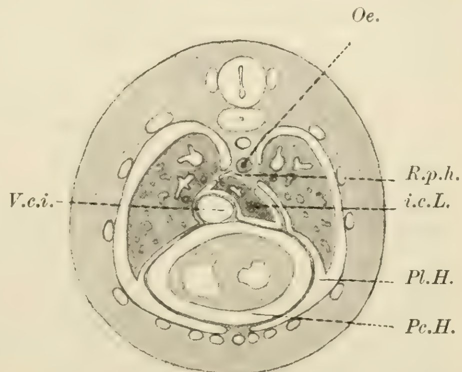


Fig. 96. Querschnitt durch die Brustregion eines Katzenembryo von 25 mm Länge. *i.c.L.* infracardialer Lungenlappen. *Oe.* Oesophagus. *Pc.H.* Pericardialhöhle. *Pl.H.* Pleurahöhle. *R.p.h.* Recessus pulmo-hepaticus. *V.c.i.* V. cava inferior.

Lageverschiebungen der Pericardialhöhle und der Zwerchfellsanlage. Ueber die Lageverschiebungen, welche die Pericardialhöhle und mit ihr das Septum pericardiaco-pleuroperitoneale bei den Amphibien und Sauropsiden erleidet, liegen keine genaueren Angaben vor. — Wir können nur die Thatsache verzeichnun, daß eine solche Lageverschiebung erfolgt und daß dieselbe bei den Amphibien noch relativ gering ist, daß sie dagegen bei den Reptilien im allgemeinen schon viel beträchtlicher wird, und bei gewissen Formen (Varaniden, Crocodilier) so wie bei den Vögeln einen ziemlich hohen Grad erreicht, so daß hier die Pericardialhöhle sehr weit caudalwärts vorgeschoben erscheint.

Für die Säuger hat schon von Baer, A. L. I, darauf aufmerksam gemacht, daß die erste Anlage des Zwerchfelles[1]) bereits zu einer Zeit nachweisbar ist, wo das Herz und die Pericardialhöhle noch weit cranial, ventral von der Halswirbelsäule gelegen ist, und es damit in Zusammenhang gebracht, daß das Zwerchfell von einem Cervicalnerven, dem N. phrenicus, innerviert wird. — Uskow (1883) hat dann an Sagittalschnittserien nachgewiesen, welch beträchtliche Verschiebungen in caudaler Richtung die Pericardialhöhle und mit ihr die Anlage des Zwerchfelles beim Kaninchen während der Entwickelung erleidet. — Doch sind auch bei Säugerembryonen weder die Lageverschiebungen der einzelnen Leibeshöhlenabschnitte untereinander, noch die der in ihnen eingelagerten und zum Teile an der Zwerchfellbildung beteiligten Organe, die bei den verschiedenen Species erheblichere Verschiedenheiten darbieten dürften, genauer untersucht. — Und das Wenige, was bis jetzt darüber vorliegt, genügt nicht, um ein nur einigermaßen übersichtliches Bild von diesen Vorgängen zu entwerfen.

Entwickelung des Arterien-Systems.

Allgemeine Uebersicht. Bei den Embryonen sämtlicher Wirbeltiere beginnt das Arteriensystem mit dem aus dem cranialen Ende des Herzschlauches entspringenden Truncus arteriosus.

Truncus arteriosus. Dieser ist in der Mitte vor der ventralen Wand des Schlunddarmes gelegen und teilt sich in der Regel nach kürzerem oder längerem Verlaufe in 2 nebeneinander kieferbogenwärts ziehende Aeste. — Aus dem Truncus arteriosus und seiner paarigen Fortsetzung entspringen beiderseits, der Zahl der Visceralbogen entsprechend, Arterienstämme, die, in den Visceralbogen verlaufend, den Schlunddarm bogenförmig umgreifen.

Aortenbogen. Es sind die Kiemenbogenarterien oder die Aortenbogen. — Sie treten nicht alle gleichzeitig auf. — Der erste, der Zeit seines Auftretens nach, ist stets der Arterienbogen des Mandibularbogens, der letzte der des letzten Branchialbogens.

Primitive Aorten. Die Aortenbogen münden alle dorsalwärts in 2 mächtige, zu beiden Seiten der Medianebene ventral von der Chorda dorsalis gelegene Längsgefäße, die wir als primitive Aorten bezeichen. — Dieselben verlaufen durch die ganze Länge des Körpers von der Gegend der Hypophyseneinstülpung an bis an das Schwanzende. — Der paarige Zustand dieser Gefäße erhält sich jedoch stets nur kurze Zeit. Bald verschmelzen nämlich die primitiven Aorten mit

1) Nämlich der ventrale Teil desselben.

Ausnahme ihrer cranialen Anfangsabschnitte miteinander zur median gelagerten Aorta dorsalis. — Ihre unverschmolzenen Stücke, die sich noch über die Mündung des ersten Aortenbogens hinaus verlängern, bilden dann, da sie sich caudalwärts zur unpaaren Aorta vereinigen, die sogenannten dorsalen Aortenwurzeln.

Dorsale Aortenwurzeln. In jede von diesen münden, je nachdem der die primitiven Aorten betreffende Verschmelzungsprozeß weiter oder weniger weit vorgegriffen hatte, entweder nur die vordersten oder sämtliche Aortenbogen ihrer Seite.

Aeste der Aorta dorsalis. Schon aus den primitiven Aorten entspringen 2 Arten von Arterienästen, die später, soweit sie nicht den Aortenwurzeln angehören, von der Aorta dorsalis abgegeben werden. — In der Folge gesellt sich ihnen noch eine dritte Art von Aesten zu. So können wir bei jungen Wirbeltierembryonen dreierlei Aeste der Aorta dorsalis unterscheiden.

Arterien der Leibeswand und der Extremitäten. Die Aeste der ersten Art entspringen gewöhnlich aus dem dorsalen Umfange der Aorta paarig, in regelmäßiger Aufeinanderfolge. — Sie sind, da sie zwischen den Ursegmenten verlaufen, zunächst intersegmental angeordnet. — Ihr Verbreitungsgebiet umfaßt das Medullarrohr und die Leibeswandungen. — Die im Gebiete der Extremitätenanlagen abgehenden Arterienpaare sind stärker ausgebildet und werden später zu den Arterien der Extremitäten.

Arterien des Darmkanales. Die Aeste der zweiten Art sind für den Darm bestimmt und entspringen aus dem ventralen Umfange der Aorta. — Auch sie sind ursprünglich in der Regel paarig, werden jedoch frühzeitig unpaar. — Einzelne von ihnen, die den Dottersack und (bei den Amnioten) die Allantois zu versorgen haben, zeigen eine besonders mächtige Entwickelung.

Arterien des Nierensystems und der Geschlechtsdrüsen. Die Aeste der dritten Art endlich versorgen das Nierensystem und die Geschlechtsdrüsen mit Blut. — Auch sie sind paarig und entspringen zumeist aus dem seitlichen Umfange der Aorta.

So zeigt das Arteriensystem bei allen Wirbeltieren in bestimmten Entwickelungszuständen relativ einfache Verhältnisse, und ist bei allen Formen ein einheitlicher Charakter seines Aufbaues nicht zu verkennen. Bezüglich seiner weiteren Entwickelung ergeben sich dann freilich selbst bei einander relativ nahestehenden Formen recht erhebliche Differenzen.

Die Aortenbogen und die Arterien des Kopfes der Anamnier.

Selachier.

Bei den Selachiern kommt es in der Regel zur Ausbildung von 6 Aortenbogen auf jeder Seite (Fig. 97). — Nur bei den Notidaniden ist ihre Anzahl entsprechend der Zahl der Kiemenbogen vermehrt.

Truncus arteriosus und Aortenbogen. Der unpaare Abschnitt des Truncus arteriorus, der sich bei Acanthias in der Höhe der 3., bei Torpedo und Pristiurus in der Höhe der 2. Aortenbogen gabelt, ist anfänglich verhältnismäßig kurz, und die 3 letzten Aortenbogen entspringen jederseits, mittelst gemeinsamen Stammes (Acanthias) aus ihm. Später verlängert er sich erheblich, wobei sich

seine Teilungsstelle auch etwas caudalwärts vorschieben kann (Acanthias) und die 4. Aortenbogen entspringen dann selbständig aus ihm, während die 5. und 6. Bogen in der Regel jederseits einen kurzen gemeinschaftlichen Ursprungsstamm behalten (Fig. 97).

Sinus cephalicus. Noch bevor sich die primitiven Aorten im Rumpfgebiete vollständig vereinigt haben, verschmelzen sie im Kopfgebiete unmittelbar caudal vor der Mündung der 1. Aortenbogen eine kurze Strecke weit miteinander und bilden so einen verhältnismäßig weiten Gefäßraum, den Kopfsinus von RÜCKERT (A. 1888) [Fig. 97 *S. c.*][1]. — Aus diesem (Sinus cephalicus nach RAFFAELLE A. 1892) entsteht ein Arterienpaar, das an die Augenblasenstiele zieht (J. PLATT A. 1891), und ein zweites Arterienpaar, welches nach Abgabe eines Astes an das Vorderhirn in die Konkavität der Mittelhirnkrümmung hineinbiegt (Fig. 8) und sich später an der Ventralseite des Rautenhirnes vorbei bis auf die Medulla spinalis fortsetzt.

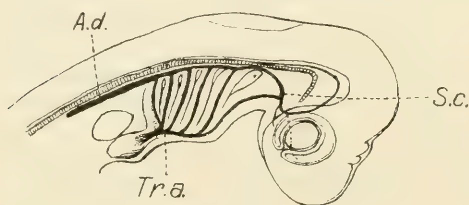


Fig. 97.

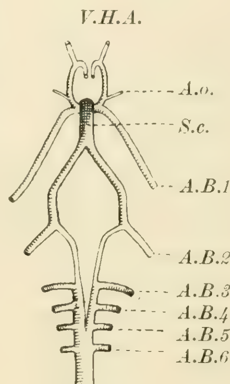


Fig. 98.

Fig. 97. Arterien des Kopfes und der Kiemenbogenregion eines ca. 15 mm langen Embryo von Acanthias vulgaris (halbschematisch). *A.d.* Aorta dorsalis. *S.c.* Sinus cephalicus. *Tr.a.* Truncus arteriosus.

Fig. 98. Sinus cephalicus und Circulus arter. cephalicus eines ca. 17 mm langen Embryo von Acanthias vulgaris (halbschematisch). *A.o.* A. ophthalmica. *A.B.* Aortenbogen. *S.c.* Sinus cephalicus. *V.H.A.* Vorderhirnarterie.

A. basilaris. Dieses Arterienpaar verschmilzt noch später, vom Mittelhirne an caudalwärts zu einem einheitlichen Gefäßstamme, der A. basilaris, die sich in die A. medullae spinalis impar fortsetzt und mit den das Rückenmark versorgenden segmentalen Arterien Verbindungen eingeht. Der Sinus cephalicus ist gleich nach seiner Entstehung bei den Rajiden (Torpedo) [RÜCKERT A. 1888, RAFFAELLE, A. 1892] geräumiger, als bei den Squaliden (Acanthias) [J. PLATT A. 1891). — Später verringert sich sein Kaliber. Dabei hat er entweder eine sehr beschränkte Längenausdehnung wie bei Torpedo, oder er bildet, wie bei Acanthias, einen kurzen Längsstamm (Fig. 98), der sich an der Einmündungsstelle der ersten Aortenbogen gabelt. — Aber auch bei Acanthias verkürzt er sich in späteren Entwickelungsstadien so sehr, daß er als Längsstamm zu bestehen aufhört.

Caudalwärts vom Kopfsinus bleiben die primitiven Aorten als dorsale Aortenwurzeln eine Strecke weit voneinander getrennt, ja sie entfernen sich in diesem Abschnitte sogar immer weiter voneinander

1) Der Sinus cephalicus hängt in frühen Entwickelungsstadien (J. PLATT A. 1891) durch weite Kommunikationsbahnen, die später zu bestehen aufhören, mit der Anlage der V. cardinales anteriores zusammen.

und bilden so, da sie sich caudalwärts wieder zur Aorta dorsalis vereinigen (Fig. 98), den Circulus arteriosus cephalicus Hyrtl's.

Circulus arteriosus cephalicus. Derselbe erhält sich jedoch nur bei den Squaliden in seiner unsprünglichen Form. — Bei den Rochen kommt es nämlich schon frühzeitig (Dohrn 1889—91, Raffaelle A. 1892) zur Obliteration des schon bei den Squaliden schwachen Abschnittes der dorsalen Aortenwurzeln (Fig. 98) zwischen den Mündungen der 2. und 3. Aortenbogen.

Die Stelle, bis zu welcher die Verschmelzung der primitiven Aorten zur Aorta dorsalis kopfwärts vorrückt, ist bei den einzelnen Formen verschieden. — Bei Acanthias erreicht sie das Niveau der Mündung der 4. Aortenbogen, bei Scyllium und Mustelus erfolgt die Verschmelzung bis über das Gebiet der Mündung der 3. Aortenbogen hinaus. – Manchmal entwickelt sich in der cranialen Verlängerung der Aorta dorsalis ein schwacher, median gelagerter Gefäßstamm sekundär, der bis an die Hypophyse reichen kann (Chlamydoselachus) [Ayers 1889].

Entwickelung der zuführenden und abführenden Kiemenarterien. Indem sich die Kiemen entwickeln, kommt es zu einer Unterbrechung in der Strombahn der Aortenbogen und zur Ausbildung des Kiemenkreislaufes, die bei Pristiurus nach Dohrn (1885—86) in folgender Weise vor sich geht. — In den 4 Branchialbogen entwickeln sich mit dem Auftreten der Kiemenblättchen und der in die letzteren einwachsenden Gefäßschlingen zunächst caudal und dann cranial von jedem Aortenbogen rückführende Kiemenarterien, die (Fig. 99) im dorsalsten Teile des Kiemenbogens in den betreffenden Aortenbogen einmünden. — Sie stehen untereinander durch 2 Queranastomosen in Verbindung[1]). — In der Nähe der Einmündungsstelle dieser A. efferentes wird nun der Aortenbogen immer dünner und obliterirt schließlich vollkommen. — Sein erhaltener ventraler Abschnitt wird dadurch zur A. afferens des Kiemenbogens, während sein erhaltener dorsaler den Stamm der A. efferentes bildet. — Indem nun die eine der beiden Anastomosen zwischen den beiden A. efferentes jedes Kiemenbogens sich erweitert, wird die vordere A. efferens stärker, während die hintere ihre Mündung in den Stamm der A. efferens

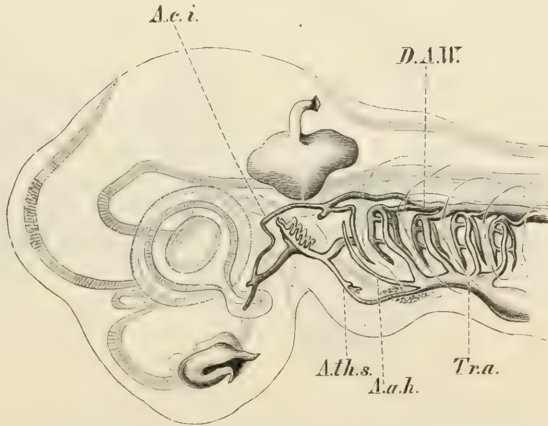


Fig. 99. Die Arterien der Kiemenbogenregion eines Pristiurusembryo nach Dohrn. *A.a.h.* A. afferens hyoidea. *A.c.i.* A. carotis interna. *A.th.s.* A. thyreo-spiracularis. *D.A.W.* dorsale Aortenwurzel. *Tr.a.* Truncus arter.

1) Bei Acanthias entwickeln sich deren nach J. Platt (A. 1891) 4 bis 5.

ihres Kiemenbogens verliert, um sich dafür über das dorsale Ende der Kiemenspalte hinweg mit der A. efferens des nächstfolgenden Kiemenbogens in Verbindung zu setzen. — So kommt es (Fig. 100), daß schließlich die aus den dorsalen Abschnitten der Aortenbogen entstandenen A. efferentes communes ihr Blut aus den A. efferentes zweier hintereinander gelegener Kiemenbogen beziehen.

Im Hyoidbogen kommt es nur zur Entwickelung einer hinteren A. efferens (Fig. 99, 100), die sich aber durch eine mächtige Anastomose mit der Arterie des Mandibularbogens in Verbindung setzt. — Diese wieder löst sich in der Spritzlochkieme in ein Wundernetz auf, giebt aber vorher noch einen Zweig an die Schilddrüse ab. DOHRN (1885—86) bezeichnet sie deshalb als A. thyreo-spiracularis. — Diese Arterie verliert jedoch bald, durch Obliteration ihres proximalen Anfangsabschnittes, ihren Ursprung aus dem paarigen Abschnitte des Truncus arteriosus und erhält nun, ebenso, wie das von ihr gebildete Wundernetz der Spritzlochkieme, ihr Blut durch die oben beschriebene Anastomose (Fig. 100) aus der A. efferens der Hyoidkieme zugeführt.

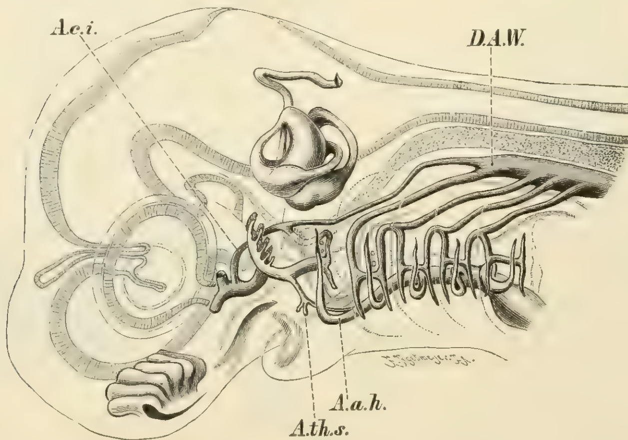


Fig. 100. Arterien der Kiemenbogenregion eines Embryo von Scyllium canicula nach DOHRN. Buchstabenbez. wie bei Fig. 99.

A. carotis interna. Außerdem leitet aber auch die letztere Arterie das Blut in den vordersten Abschnitt der Aortenwurzel, der von der Einmündung der A. efferens des Hyoidbogens an hypophysenwärts als A. carotis interna (HYRTL) bezeichnet wird. — Während aber bei den Squaliden die A. carotis interna mit dem caudalen Abschnitte der Aortenwurzel in Verbindung bleibt, verliert sie diesen Zusammenhang bei den Rajiden[1]). — Der Sinus cephalicus hat sich inzwischen verengert und wie bei Acanthias verkürzt und stellt nun nur noch eine Querverbindung zwischen den beiden Carotiden her, die den Circulus arteriosus cephalicus nach vorn zu abschließt und bei der ausgebildeten Form von HYRTL als Carotidenkreuzung bezeichnet wurde. —

1) Vergl. das oben p. 87 über den Circulus arteriosus cephalicus der Rochen Gesagte.

Schließlich setzt sich dann auch noch, wie J. PLATT für Acanthias angiebt, das ventrale Ende der A. thyreo-spiracularis mit dem ventralen Ende der A. efferens des Hyoidbogens und dieses wieder mit dem ventralen Ende der A. efferens des 1. Branchialbogens in Verbindung, und an die so gebildete Anastomose schließen sich ähnliche Anastomosen zwischen den ventralen Enden der A. efferentes der übrigen Branchialbogen an (DOHRN, 1886—87)[1]).

Cyclostomen.

Ammocoetes. Bei Ammocoetes Planeri gabelt sich nach JULIN (A. 1886) der Truncus arteriosus in der Höhe der 5. Kiemenplatte. — Drei A. afferentes branchiales jeder Seite entspringen aus dem ungeteilten Truncus, 5 aus seinen beiden Aesten. — Es bestehen hier somit 8 zuführende und ebensoviele abführende Kiemenarterienpaare, die der Anlage von 8 Aortenbogenpaaren entsprechen würden. Nach DOHRN (1888) sollen jedoch bei Ammocoetes 9 Aortenbogen jederseits angelegt, der erste aber, der dem im Mandibularbogen der Selachier verlaufenden Aortenbogen entsprechen würde, frühzeitig rückgebildet werden. — Die Aorta dorsalis erstreckt sich über der Kiemenbogenregion sehr weit nach vorne, so daß sämtliche A. branchiales efferentes mit Ausnahme der aus den 2. Aortenbogen entstandenen, ersten, direkt in sie einmünden. — Die dorsalen Aortenwurzeln sind daher überaus kurz, setzen sich aber wie bei anderen Vertebraten über die Mündung der 1. A. branchiales efferentes als Carotides internae oder dorsales nach vorne zu fort.

Myxinoiden.

Bei gewissen Myxinoiden (Bdellostoma), bei denen die Anzahl der zur Anlage kommenden Kiemenspalten eine bedeutend größere ist wie bei Petromyzon, dürfte auch die Anzahl der zur Anlage kommenden Aortenbogen eine bedeutend größere sein.

Ganoiden. Lepidosteus.

Bei den Ganoiden (Lepidosteus, Amia) kommt es, so wie bei den meisten Selachiern, zur Bildung von 6 Aortenbogen auf jeder Seite. Nach F. W. MÜLLER (1897) sind von diesen, wenn die Larve von Lepidosteus das Ei verläßt, erst die 4 vordersten gebildet, die jederseits zu je zweien (Fig. 101a) mittelst gemeinsamer Stämme aus dem Truncus arteriosus entspringen, um dorsal getrennt voneinander in die dorsale Aortenwurzel zu münden. Die beiden ersten stehen miteinander durch eine Anastomose (*A.*) in Verbindung, die höchstwahrscheinlich der sekundär entstehenden Anastomose zwischen A. efferens des Hyoidbogens und der A. thyreo-spiracularis der Selachier entspricht. — Außerdem erscheint aber auch noch an der Arterie des Hyoidbogens eine in den Opercularfortsatz eindringende Nebenbahn entwickelt (*O. B.*), die Zweige an das Gewebe dieses Fortsatzes abgiebt. — Während nun später die beiden letzten Aortenbogen auftreten und die Kontinuität der Arterien der Branchialbogen, gleichzeitig mit dem

1) HYRTL (1858, 1872) hat diese Anastomosen und die aus ihnen entstehenden Aeste für eine Reihe ausgebildeter Formen beschrieben und abgebildet.

Auftreten der Kiemen, sich zu lösen beginnt, kommt es zur Obliteration der ventralen Abschnitte der beiden ersten Aortenbogen (Fig. 101b), und gleichzeitig löst sich auch die Nebenbahn des 2. Aortenbogens im Opercularfortsatze in ein Gefäßnetz auf[1]. — Diesem wird jetzt das Blut durch den früheren, gemeinsamen Wurzelstamm für die beiden ersten Aortenbogen, den wir nunmehr A. opercularis afferens nennen können, zugeführt. — Als A. efferens des Opercularfortsatzes fungiert der dorsale Abschnitt der Opercularnebenbahn, der einerseits das Blut durch den dorsalen Abschnitt des 2. Aortenbogens in die Aortenwurzel, andererseits durch die früher erwähnte Anastomose in den 1. Aortenbogen ableitet (Fig. 101b).

Noch etwas später, wenn in sämtlichen Branchialbogen die Aortenbogen in A. afferentes und efferentes branchiales zerfallen sind, obliteriert auch der dorsale Abschnitt des 2. Aortenbogens (Fig. 101c), und das aus dem Kiemendeckel rückströmende Blut gelangt nun ausschließlich in den dorsalen Abschnitt des 1. Aortenbogens. — Der letztere ist aber inzwischen auch noch mit der ventralen Fortsetzung der A. efferens des 1. Branchialbogens in Verbindung getreten und erhält also auch noch von daher Blut. — Schließlich entwickelt sich, und zwar verhältnismäßig spät, die Pseudobranchie und die Opercularkieme. In der ersteren (Fig. 101d) zerfällt der dorsale Teil des 1. Aortenbogens in ein Kapillarnetz, während das Kapillarnetz der Opercularkieme aus dem im übrigen sich rückbildenden Gefäßnetz des Opercularfortsatzes entsteht, wobei dann die A. opercularis afferens zur A. afferens der Opercularkieme wird, während die A. efferens dieser Kieme als neu entstehende

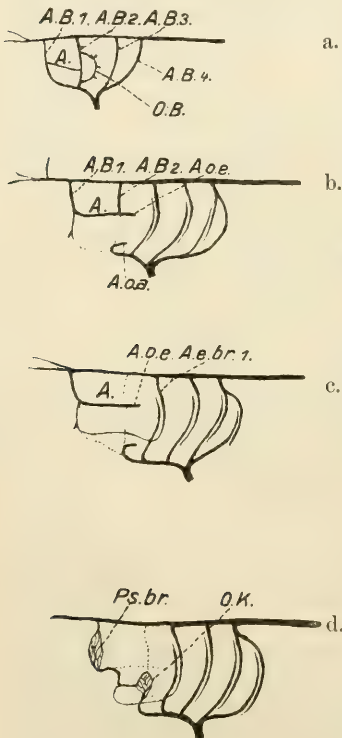


Fig. 101a—d. Umbildung der Aortenbogen von Lepidosteus osseus, schematisch dargestellt nach den Angaben von F. W. Müller. *A.B.* Aortenbogen. *A.* Anastomose zwischen *A.B.1* und *2*. *A.o.a.* A. opercularis afferens. *A.o.e.* A. opercularis efferens. *A.e.br.1* A. efferens branchiali 1. *O.B.* operculare Nebenbahn von *A.B.2* *Pr.br.* Gefäßnetz der Pseudobranchie. *O.K.* Gefäßnetz der Opercularkieme.

Gefäßbahn in die A. afferens der Pseudobranchie mündet, nachdem die das Blut aus dem Opercularfortsatze sammelnde Anastomose (*A.*) zu Grunde gegangen ist. — So erhält dann bei der ausgebildeten Form die Pseudobranchie ihr Blut teils aus der Opercularkieme, teils aus der ventralen Verlängerung der A. efferens des 1. Branchialbogens zugeführt.

A. carotis interna. Als A. carotis interna können wir hier

1) Dasselbe wurde in der Figur der Uebersichtlichkeit halber weggelassen.

die Fortsetzung der dorsalen Aortenwurzel über die Mündung der A. efferens des 1. Branchialbogens hinaus nach vorne bezeichnen. — Dabei ist noch zu bemerken daß eine sekundäre Verbindung der beiden Carotiden, die etwa der Carotidenkreuzung der Selachier entsprechen würde, nicht zur Entwickelung kommt. Die Verschmelzung der primitiven Aorten zur Aorta dorsalis erstreckt sich bei dieser Form bis zwischen die Mündungsstellen der A. efferentes der 1. und 2. Branchialbogen nach vorne.

Amia calva. Bei Amia calva (Phelps Allis 1900) erfolgt die Entwickelung der Aortenbogen, sowie der Nebenbahn des 2. Aortenbogens in dem Opercularfortsatze und der Anastomose zwischen 1. und 2. Aortenbogen, in ganz ähnlicher Weise wie bei Lepidosteus. — Auch schwindet der ventrale Abschnitt des 2. Aortenbogens, und das ventrale vom Truncus arteriosus abgelöste Ende des 1. Aortenbogens tritt sekundär in Verbindung mit dem ventralen Ende der A. efferens des 1. Branchialbogens. Aber bezüglich der weiteren Entwickelung ergeben sich nicht unerhebliche Differenzen, indem der dorsale Abschnitt des 2. Aortenbogens als A. efferens opercularis erhalten bleibt und sich an Stelle der vorher bestehenden A. afferens der Spritzlochkieme eine neue, aus der ihren Ursprung aus der Carotis interna nehmenden Carotis externa entwickelt und indem ferner der als A. efferens der Pseudobranchie fungierende dorsale Abschnitt des 1. Aortenbogens zwar seine, wenn auch verengte, Mündung in die Carotis interna beibehält, die Hauptmasse seines Blutes aber durch einen mächtigen Arterienast an die Orbitalgebilde entsendet.

Teleostier.

Anlage und Schicksal der Aortenbogen. Bei den Embryonen der Teleostier (Esox, Trutta) entspringen aus dem ursprünglich seiner ganzen Länge nach unpaaren Truncus arteriosus (Fig. 102) jederseits 6 Aortenbogen, von denen die beiden letzten einen gemeinsamen Ursprungsstamm besitzen und so wie bei Lepidosteus auch wieder mittelst kurzen gemeinsamen Endstammes in die Aorta dorsalis münden (Dohrn 1886/87, Maurer 1888), während die 4. Aortenbogen ihr Blut bereits in die dorsalen Aortenwurzeln ergießen (Fig. 103). — Der 1. Aortenbogen zerfällt in der Anlage der Pseudobranchie, so wie der gleiche Bogen der Selachier in der Spritzlochkieme, in ein Ge-

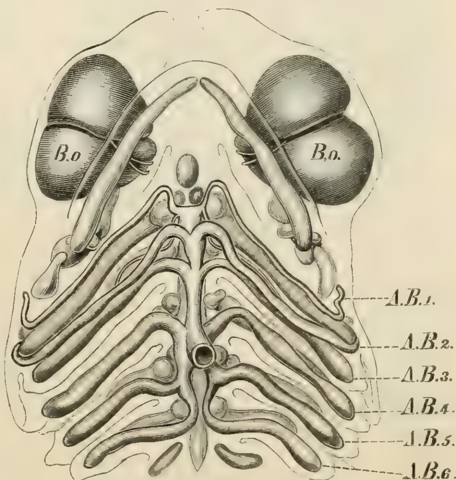


Fig. 102. Kopf eines 11 mm langen Forellenembryo. Ventralansicht des Truncus arteriosus und der Aortenbogen nach Dohrn. *A.B.* Aortenbogen. *B.o.* Bulbus oculi.

fäßnetz [1]). Der 2. Aortenbogen unterscheidet sich von dem der Selachier und Ganoiden vor allem dadurch, daß er nicht wie dort in die dorsale Aortenwurzel mündet, sondern sich mit dem 1. Aortenbogen unmittelbar vor der Stelle vereinigt, wo derselbe in die Pseudobranchie eintritt (Fig 103).

Dieses Verhalten ist deshalb besonders bemerkenswert, weil bei allen Wirbeltieren, bei welchen der 2. Aortenbogen zur Entwickelung kommt, derselbe in den Carotidenabschnitt der dorsalen Aortenwurzel mündet. — Nimmt man jedoch an, daß bei den Embryonen der Vorfahren der Teleostier eine ähnliche Verbindung zwischen dem 1. und 2. Aortenbogen bestand, wie wir sie bei den Embryonen von Lepidosteus und Amia kennen gelernt haben, so wird man entschieden zu der Auffassung kommen müssen, daß bei Trutta und Esox der ursprünglich jenseits der Anastomose vorhandene dorsale Abschnitt des 2. Aortenbogens gar nicht mehr angelegt wird.

A. afferentes und efferentes branchiales werden nur aus den Aortenbogen der kiementragenden Branchialbogen gebildet. — Die A. efferens br. 1 verlängert sich ventralwärts und verbindet sich mit dem 1. Aortenbogen an seiner Ursprungsstelle aus dem Truncus arteriosus. — Hierauf verengert sich der letztere zwischen der Ausmündung der 2. Aortenbogen und der A. afferens branchialis 1, und es kommt schließlich zu einer Ablösung der ersten beiden Aortenbogen vom Truncus arteriosus, so daß nunmehr diese Arterienbogen ihr Blut durch die ventrale Verlängerung der A. efferens br. 1 zugeführt erhalten. — Aber auch die ventralen Enden der 3 hinteren A. branchiales efferentes verlängern sich ventralwärts und treten durch Anastomosen untereinander in Verbindung. — Aus der so gebildeten Anastomosenkette entspringt dann später die A. coronaria cordis (Dohrn 1886/87).

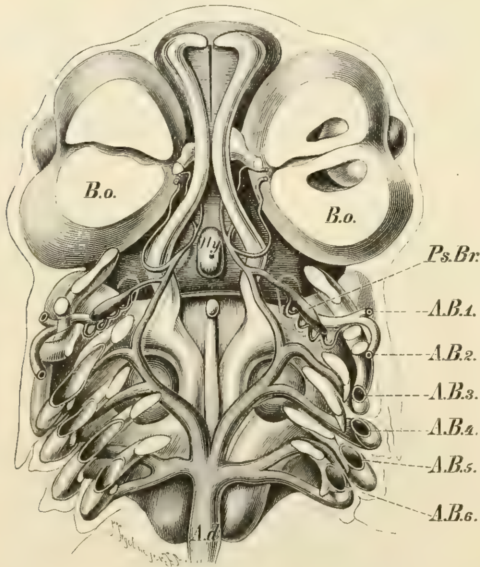


Fig. 103. Dorsale Hälfte eines horizontal durchschnittenen Kopfes eines Forellenembryo von 11 mm Länge. Ansicht der Aortenbogen und -wurzeln, sowie der Aorta dorsalis nach Dohrn. *Hy*. Hypophyse. *Ad*. Aorta dorsalis. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 102.

A. carotides interna. Auch bei den Teleostiern bezeichnen wir die Fortsetzungen der dorsalen Aortenwurzeln über die Mündungen

1) Dohrn bezeichnet ihn deshalb wie bei den Selachiern als A. thyreospiracularis.

der 3. Aortenbogen hinaus als A. carotides internae (s. dorsales); sie finden ihre Verlängerung in Zweigen, welche das Auge und das Gehirn versorgen. — Ursprünglich unabhängig voneinander treten sie später in der Höhe der Mündung der 1. Aortenbogen in der Hypophysengegend durch eine Queranastomose in Verbindung miteinander. — Diese Anastomose wird dann in der Folge in der Weise gespalten, daß die aus den dorsalen Abschnitten der 1. Aortenbogen gebildeten A. efferentes der Pseudobranchien, welche die zu der Chorioidealdrüse ziehenden A. ophthalmicae magnae abgeben, nunmehr durch eine Queranastomose miteinander in Verbindung stehen, während ihre Verbindung mit den Carotiden zu bestehen aufgehört hat. — Dagegen bleiben wieder die Carotiden durch eine vor der Hypophyse gelegene Anastomose dauernd miteinander in Verbindung (Dohrn 1886/87).

Amphibien.

Bei Rana esculenta und Triton werden, wie Maurer (1883*) angiebt, nur 5 Aortenbogen angelegt, indem der 2. dem Hyoidbogen angehörige Aortenbogen gar nicht mehr zur Anlage kommt. Nach Marshall und Bles (A. 1890) dagegen soll bei Rana temporaria auch im Hyoidbogen ein freilich rudimentärer Aortenbogen angelegt werden.

Urodelen.

Bei den Urodelen beteiligen sich, wie Maurer für Triton beschreibt, nur die 3., 4. und 5. Aortenbogen an der Bildung des Kiemengefäßnetzes, indem sie schlingenartige Ausbuchtungen in die Kiemenfortsätze entsenden. Dabei bildet sich von dem dorsalen Schenkel jeder solchen Schlinge, entsprechend ihrer Basis, ein Ast (Fig. 104a), der sich mit ihrem ventralen Schenkel verbindet (Fig. 104b).

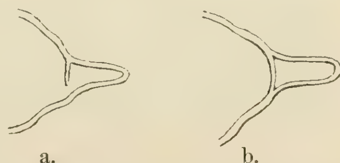


Fig. 104. Schema der Entwickelung der Kiemengefäßschlinge und der Anastomose zwischen A. afferens und efferens branchialis bei Triton nach Maurer.

B i l d u n g d e r K i e m e n g e f ä ß e b e i T r i t o n. Wenn sich dann aus der Kiemengefäßschlinge das Kapillarnetz der Kieme entwickelt, wird ihr ventraler Schenkel zur A. afferens, ihr dorsaler aber zur A. efferens branchialis, beide aber bleiben durch die oben beschriebene Anastomose miteinander in Verbindung.

Der kurze Truncus arteriosus ist bei den Urodelen wie bei den Teleostieren seiner ganzen Länge nach unpaar. Zuerst entspringen die 3 letzten Aortenbogen jederseits mittelst eines gemeinsamen Stammes aus ihm. — Später behalten einen solchen nur die 5. und 6. Bogen

S c h i c k s a l d e r 1. A o r t e n b o g e n u n d B i l d u n g d e r s o g e n a n n t e n A. c a r o t i s e x t e r n a. Bald verlängert sich auch der distalste Abschnitt des Truncus zu einem dünnen, gemeinsamen Wurzelstamm für die ersten Aortenbogen beider Seiten. — Diese verlieren dann ihren Zusammenhang mit der dorsalen Aortenwurzel und treten durch einen neugebildeten Zweig mit der Anastomose zwischen

A. afferens und efferens branchialis der 1. Kieme in Verbindung, worauf ihr ventraler Abschnitt, sowie ihr gemeinsamer Wurzelstamm schwindet (Fig. 105), und der von ihnen übrig bleibende Rest zusammen mit dem neugebildeten Verbindungsaste zur sogenannten A. carotis externa der fertigen Form sich ausbildet. — Aus dem letzten Aortenbogen entsteht auf jeder Seite ein Arterienzweig für die Lunge (A. pulmonalis).

Veränderungen während der Larvenmetamorphose und Ausbildung der definitiven Verhältnisse. Auf diese Weise stellen sich die Verhältnisse her, wie sie Boas (1882) für die Larve von Salamandra maculata beschreibt (Fig. 105). Zu erwähnen ist nur noch, daß die Fortsetzung der dorsalen Aortenwurzel über die Mündung des 3. Aortenbogens hinaus als A. carotis interna zu bezeichnen ist (Fig. 105 *C*, *i*).

Kommt es nun während der Metamorphose zum Schwunde der Kiemen, so weiten sich die Anastomosen zwischen A. afferentes und efferentes branchiales aus, während die Kiemengefäße zu Grunde gehen,

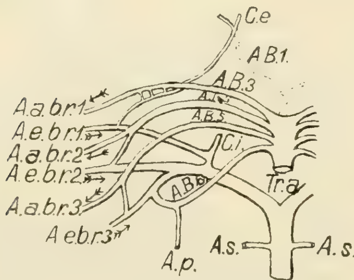


Fig. 105.

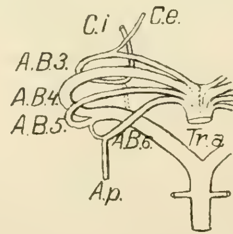


Fig. 106.

Fig. 105. Aortenbogen der Larve von Salamandra maculata. Schema etwas abgeändert nach Boas. *A.B.* Aortenbogen. *A.a.br.* A. afferens branchialis. *A.e.br.* A. efferens branchialis. *A.p.* A. pulmonalis. *A.s.* A. subclavia. *C.e.* Carotis externa. *C.i.* Carotis interna. *Tr.a.* Truncus arteriosus.

Fig. 106. Aortenbogen mit den aus ihnen entspringenden Arterien der ausgebildeten Salamandra maculata. Buchstabenbez. wie bei Fig. 105.

und es bilden sich so die definitiven Aortenbogen der fertigen Form aus, die bei Salamandra in der Vierzahl vorhanden sind (Fig. 106). — Von diesen vieren verliert jedoch der 1. seine Abflußbahn in die Aortenwurzel, indem das kurze Stück der letzteren zwischen der Mündung des 3. und dem gemeinsamen Mündungsgefäße der 3 letzten Aortenbogen obliteriert. So kommt es, daß jetzt der 1. von den erhalten gebliebenen Aortenbogen (*A. B.* 3) sowohl der Carotis externa als auch der Carotis interna das Blut zuführt, weshalb man ihn gewöhnlich als Carotidenbogen bezeichnet. — Der 4. Aortenbogen erfährt die stärkste Ausweitung, während der 5. bei Salamandra stets schwach bleibt und bei vielen Urodelen (Triton u. a.) vollkommen schwindet. — Der 6. Aortenbogen erweitert sich nur bis zur Abgangsstelle der A. pulmonalis und wird in seinem dorsalen Abschnitte, den man als Ductus Botalli bezeichnet, wenn er auch wegsam bleibt, doch sehr schwach.

Septenbildung im Truncus arteriosus. Der ursprünglich einheitliche Hohlraum des Truncus arteriosus zerfällt, indem von

der Umrandung der Aortenbogenmündungen und von seinem cranialen Ende aus Septen in ihn hineinwachsen, in einzelne in die Aortenbogen hineinleitende Kanäle (Fig. 106), und nur sein proximalster Abschnitt bleibt ungeteilt (GREIL)[1]).

Anuren.

Bei Rana esculenta ist, wie dies aus der Beschreibung MAURER's (1888*) hervorgeht, der Truncus arteriosus in seinem vordersten Abschnitte paarig, und es entspringen aus diesem paarigen Abschnitte die 3. und 1. Aortenbogen. Die letzteren sind viel schwächer angelegt als bei den Urodelen und verlieren frühzeitig ihren Zusammenhang mit dem Truncus arteriosus, indem ihre Ursprünge auf die aus den 3. Aortenbogen entstehenden A. efferentes der 1. Kiemen überrücken. — Später sollen sich dann aus diesen 1. Bogen die Carotides externae entwickeln[2]).

Bildung der Kiemengefäße. Die Bildung der Kiemengefäße erfolgt hier etwas anders als bei den Urodelen. — Neben den 3.—6. Aortenbogen entstehen nämlich (MAURER 1888*), von ihren ventralen Schenkeln ausgehend und in ihre dorsalen einmündend,

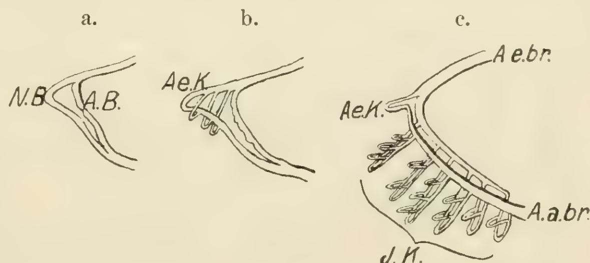


Fig. a,b,c 107. Schema der Entwickelung der Kiemengefäße bei Rana esculenta (etwas modifiziert) nach MAURER. *A.B.* Aortenbogen. *N.B.* Nebenbahn. *Ae.K.* Gefäße der äußeren Kieme. *I.K.* Gefäße der inneren Kieme. *A.a.br.* A. afferens branchialis. *A.e.br.* A. efferens branchialis.

Nebenbahnen (Fig. 107a), welche im Gebiete der 3 ersten Branchialbogen schlingenförmig in die Anlagen der äußeren Kiemen hineinragen. — Indem sich zwischen den beiden Schenkeln dieser Schlingen neue Gefäßschlingen entwickeln (Fig. 107b), entsteht das Gefäßnetz der äußeren Kiemen. Hierauf obliteriert der primäre Aortenbogen über der Stelle, wo von seinem ventralen Abschnitte die A. afferens der äußeren Kieme abgeht. — Wenn nun die inneren Kiemen entstehen, verbindet sich der ventrale Abschnitt der A. afferens der äußeren Kieme durch neue Gefäßschlingen mit der Strecke des primären Aortenbogens, die zwischen A. afferens und A. efferens der äußeren Kieme gelegen ist, und indem sich so das Gefäßnetz der inneren Kiemen entwickelt hat, bildet sich das der äußeren Kiemen zurück (Fig. 107 c). — Am 4. Branchialbogen entsteht nur eine innere Kieme, deren Gefäßnetz sich aus dem 6. Aortenbogen und seiner Nebenbahn bildet.

---

1) BOAS läßt den durch Septen geteilten Abschnitt des Truncus sekundär durch Verschmelzung der Anfangsabschnitte der Aortenbogen entstehen, eine Meinung, der ich mich mit GREIL nicht anzuschließen vermag.

2) Nach MARSHALL und BLES soll bei Rana temporaria der 1. Aortenbogen nie mit dem Tr. arteriosus in Verbindung treten und als ein Ast der Carotis interna erhalten bleiben, während die A. carotis externa (A. lingualis) sich als selbständiger Zweig aus der A. efferens des 1. Branchialbogens bilden würde.

A. pulmonalis und A. cutanea magna. Aus der A. efferens dieser Kieme sproßt dann nahe ihrer Mündung in die dorsale Aortenwurzel die A. pulmonalis und die A. cutanea magna hervor. — Der Ursprung der A. afferentes br. 3 und 4 aus dem Tr. arteriosus erfolgt mittelst gemeinsamen Stammes, ebenso wie die A. efferentes der beiden letzten Kiemen sich vor ihrer Mündung in die dorsale Aortenwurzel zu einem gemeinsamen Stamme vereinigen.

A. carotis interna und A. basilaris. Die Fortsetzungen der dorsalen Aortenwurzeln über die Mündungen der A. efferentes branchiales hinaus bilden die Carotides internae, die, indem sie dorsalwärts umbiegen, sich vor und hinter der Hypophyse durch quere Anastomosen verbinden (Marshall und Bles A. 1890), um sich, nachdem sie die Konkavität der Mittelhirnkrümmung passiert haben, weiter in zwei an der ventralen Fläche des Rautenhirns caudalwärts verlaufende Gefäße fortzusetzen, die später, wie schon Goette (A. L. III, 7) für Bombinator angiebt, zur A. basilaris verschmelzen. — Sie hängen an der caudalen Grenze des Schädels mit der ersten segmentalen Arterie zusammen [1]).

Ausbildung der bleibenden Aortenbogen. Zu Beginn der Metamorphose (Maurer 1888 †, Boas 1882) verbindet sich das ventrale Ende der A. efferens jeder Kieme mit ihrer A. afferens [2]), und wenn dann die Kiemen atrophieren, wird aus der A. efferens und dem Anfangsabschnitte der A. afferens der bleibende Aortenbogen. — Wie bei den Urodelen obliteriert dann das zwischen den Mündungen des 3. und 4. Aortenbogens gelegene Stück der dorsalen Aortenwurzel. — Außerdem verschwindet aber auch der 5. Aortenbogen beider Seiten, und es obliteriert die dorsalste Strecke des 6. Aortenbogens (Ductus Botalli) zwischen Abgangsstelle der A. cutanea magna und dorsaler Aortenwurzel.

Sekundäre Spaltung der Aorta dorsalis. Endlich erfahren die dorsalen Aortenwurzeln eine sekundäre Verlängerung dadurch, daß von ihrem Vereinigungswinkel aus, der ursprünglich wie bei den Urodelen sehr weit cranial gelegen ist, die Aorta dorsalis eine Strecke weit der Länge nach gespalten wird, ein Vorgang, den bereits Goette (A. L. III, 7) erkannt hatte und der zur Folge hat, daß die A. subclaviae, die ursprünglich wie bei den Urodelen aus der Rückenaorta entspringen, später ihren Ursprung aus den Aortenwurzeln nehmen.

Septum aortico-pulmonale und Septum aorticum des Truncus arteriosus. Auch im Truncus arteriosus kommt es wie bei den Urodelen zur Ausbildung von Scheidewänden, doch macht dieselbe hier weitere Fortschritte, so daß bei der ausgebildeten Form ein ungeteilter Truncusabschnitt nicht mehr besteht. — Eine von dem Rande der Mündung der Pulmonalisbogen (6. A.-B.) aus sich entwickelnde Scheidewand (Septum aortico-pulmonale) scheidet den Truncus in eine Pulmonalis- und eine Aortenabteilung und verbindet sich mit den drei distalen Klappen des Bulbus cordis, die so zu den Aorten- und Pulmonalisklappen werden (Langer 1894), während ein weniger weit vorwachsendes Septum, welches sich von dem Sporn zwischen den Mündungen der 3. und 4. linken Aortenbogen aus bildet und eine annähernd sagittale Stellung erhält (Septum aorticum), den gemein-

1) Nach Goette würden sie sogar aus dieser entstehen.
2) Nach Marshall und Bles ist diese Verbindung schon viel früher vorhanden.

schaftlichen Aortenraum des Truncus in zwei Kanäle scheidet, von denen der eine in den linken 4. Aortenbogen, der andere aber in alle übrigen Aortenbogen führt.

Die Aortenbogen und die Arterien des Kopfes der Amnioten.

Allgemeines über die Aortenbogen. Rathke, dem wir die ersten genaueren Angaben über die Aortenbogen und die Umwandlungen, welche dieselben bei den Embryonen der Amnioten erfahren, verdanken, beschrieb das Vorkommen von 5 Aortenbogen auf jeder Seite. Van Bemmelen (1885, 1886, 1893) hat jedoch später nachgewiesen, daß bei den Embryonen der Sauropsiden zwischen dem 4. und 5. Aortenbogen Rathke's noch ein 6. Aortenbogen angelegt wird und Zimmermann (1889, 1890) hat diesen 6. Aortenbogen noch später auch bei den Embryonen des Menschen und einiger Säugetiere aufgefunden. — So können wir also heute sagen, daß bei den Embryonen sämtlicher Amnioten (Fig. 108) nacheinander jederseits 6 Aortenbogen gebildet werden. — Von diesen ist allerdings der erste, im Mandibularbogen verlaufende, in der Regel bereits wieder verschwunden, wenn der 6. in Bildung begriffen ist und auch der 2. und 5. [1]) verfallen bei allen Amnioten frühzeitig der Rückbildung, so daß dann auf jeder Seite nur noch 3 Aortenbogen erhalten sind. — Der 1. von diesen 3, die sich bei den verschiedenen Formen kürzere oder längere Zeit unverändert erhalten, entspricht dem Carotidenbogen der Amphibien und wird auch bei den Amnioten so genannt, der letzte aber, aus dem so wie bei den Amphibien, schon frühzeitig ein Arterienast für die Lunge seiner Seite hervorgesproßt ist, wird als Pulmonalisbogen bezeichnet.

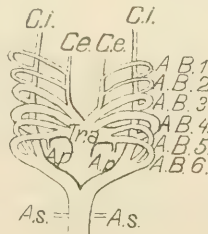


Fig. 108.

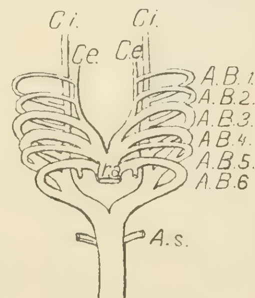


Fig. 109.

Fig. 108. Die Aortenbogen in ihrer Beziehung zum Truncus arteriosus und den dorsalen Aortenwurzeln bei den Sauropsiden (Schema). *A.B.* Aortenbogen. *A.p.* A. pulmonalis. *C.e.* Carotis externa. *C.i.* Carotis interna. *Tr.a.* Truncus arter. *A.s.* A. subclavia.

Fig. 109. Die Aortenbogen der Säuger (Schema). Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 108.

A. carotides internae und externae. Die dorsalen Aortenwurzeln, die von der Mündung der Carotidenbogen an, wie bei den Amphibien, als A. carotides internae bezeichnet werden, setzen sich schon frühzeitig vorderhirnwärts fort und finden ihre Verlängerung in 2 Gefäßen, die, in der Konkavität der Mittelhirnkrümmung umbiegend, an der ventralen Fläche des Rautenhirns caudalwärts verlaufen, um mit den ersten segmentalen Arterien in Verbindung zu treten, während

1) Bei den Säugern (Zimmermann, 1889, 1890) zeigt der 5. Aortenbogen nur insofern etwas andere Verhältnisse wie bei den Sauropsiden, als er hier (Fig. 109) mit dem 4. Aortenbogen gemeinschaftlich aus dem Tr. arteriosus entspringt und auch wieder gemeinschaftlich mit ihm in die dorsale Aortenwurzel mündet

die paarige Fortsetzung des Tr. arteriosus über den 3. Aortenbogen hinaus die Anlage der A. carotides externae (s. ventrales) bildet.

Reptilien.

Saurii.

Bei den meisten Sauriern erhält sich der geschilderte Zustand der Aortenbogen nahezu unverändert während des ganzen Lebens (Fig. 110), nur kommt es, sowie überhaupt bei allen Reptilien und den Vögeln, gewöhnlich kurz nach der Geburt zu einer Obliteration der als Ductus Botalli zu bezeichnenden Strecken der Pulmonalisbogen zwischen Ursprung der Pulmonalarterie und dorsaler Aortenwurzel.

Veränderungen am Truncus arteriosus. Besonders bemerkenswert sind dagegen die Veränderungen, die sich am Truncus arteriosus und zwar bei sämtlichen Reptilien in gleicher Weise abspielen und die zur Teilung des ursprünglich einheitlichen Truncusrohres in die 3 im Truncus der ausgebildeten Form vereinigten, durch Septen von einander getrennten Arterienrohre führen. Sie wurden bereits früher (p. 33 und 34) geschildert.

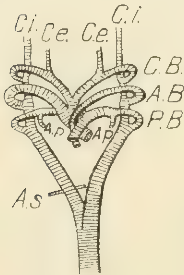


Fig. 110.

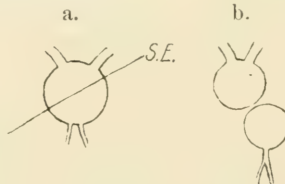


Fig. 111.

Fig. 110. Aortenbogen eines nahezu reifen Embryo von Lacerta agilis. (Schema). *C.B.* Carotidenbogen. *P.B.* Pulmonalisbogen, übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 108.

Fig. 111. Spaltung des Aortenstammes in die beiden Aortenwurzeln bei Lacerta. (Schema.) a. Querschnitt des ungeteilten Aortenstammes. *S.E.* Spaltungsebene. b. Querschnitt durch die infolge der Spaltung verlängerten Aortenwurzeln.

Sekundäre Spaltung der Aorta dorsalis. Andere Veränderungen betreffen die dorsalen Aortenwurzeln, indem dieselben, auch wieder bei allen Reptilien in gleicher Weise, wenn auch in verschiedenem Grade, eine sekundäre Verlängerung dadurch erfahren, daß die Aorta dorsalis von der Zusammenflußstelle der beiden Aortenwurzeln aus, wie bei den Anuren, auf eine bei den einzelnen Formen verschieden lange Strecke weit gespalten wird. — Diese Spaltung erfolgt jedoch nicht symmetrisch wie bei den Anuren, sondern so, daß sich die Spaltungsebene während der Spaltung nach links hin dreht, was zur Folge hat, daß die im Spaltungsgebiete abgehenden, dorsalen segmentalen Arterienzweige (Fig. 111) der rechten, die ventralen Zweige aber der linken Aortenwurzel zugeteilt werden. — So kommt es auch, daß die A. subclaviae, die bei jungen Embryonen von Lacerta symmetrisch aus dem Aortenstamme entspringen (Fig. 108), später beide aus der rechten Aortenwurzel hervorgehen (Fig. 109) (HOCHSTETTER, 1890).

Aortenbogen und Aortenwurzeln von Chamaeleo. Weitere Veränderungen im Gebiete der Aortenbogen und der dorsalen Aortenwurzeln bilden sich bei einigen Sauriern (Chamaeleoniden, Varaniden), sowie bei den Schlangen, Schildkröten und Krokodilen aus. — Vor allem kommt es bei allen diesen Formen zur Obliteration der dor-

salen Aortenwurzeln zwischen 3. und 4. Aortenbogen (RATHKE, 1857). — Dadurch wird der Carotidenbogen, wie bei den Amphibien zum Anfangsstücke der A. carotis interna und da jetzt der paarige Truncusabschnitt zwischen 3. und 4. Aortenbogen ausschließlich den beiden Carotiden seiner Seite Blut zuführt, nennen wir ihn A. carotis communis. — In diesem Zustande persistieren die Verhältnisse beim Chamaeleon.

Aortenbogen der Varaniden. Bei den Varaniden kommt es aber außerdem noch, vielleicht mitbedingt durch das Längenwachstum des Halses, im Zusammenhange mit der caudalwärts Verlagerung des Herzens zu einer allmählichen Entfernung der 4. und 5. Aortenbogen von den Carotidenbogen, was zur Folge hat, daß sich nicht nur die beiden Carotides communes beträchtlich verlängern (Fig. 112), sondern daß sich auch ihr bei anderen Sauriern ganz kurz bleibender, gemeinsamer Wurzelstamm (vergl. Fig. 110) beträchtlich verlängert und so zur Carotis primaria RATHKE's (1857) wird.

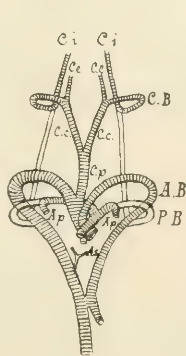


Fig. 112.

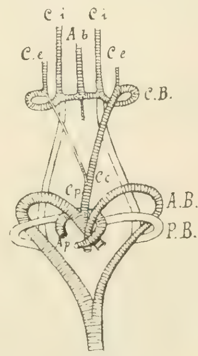


Fig. 113.

Fig. 112. Schema der Arterien, die sich bei den Varaniden aus den Aortenbogen und Aortenwurzeln entwickeln. *C.c.* Carotis communis. *C.p.* Carotis primaria, übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 108—110.

Fig. 113. Schema der Arterien, die sich bei der Ringelnatter aus den Aortenbogen und Aortenwurzeln entwickeln. *A.b.* A. basilaris, übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 110 und 112.

Ophidii.

Aehnliche Veränderungen wie bei den Varaniden vollziehen sich in der Regel auch bei den Schlangen [1]) und kann der so geschaffene Zustand entweder zeitlebens persistieren, oder aber es kommt zu einer Verengerung oder gar zu einer fast vollständigen Rückbildung der A. carotis communis dextra wie bei Tropidonotus (RATHKE A. L. III, 8). — Diese Rückbildung wird dadurch ermöglicht, daß ein mit dem 1. Spinalnerven in den Wirbelkanal eintretender Zweig der A. carotis interna jederseits mit der inzwischen gebildeten A. basilaris in Verbindung tritt und auf diese Weise eine Anastomose zwischen den beiden A. carotides internae hergestellt wird, die sich rasch erweitert und (Fig. 113) das Blut der linken Carotis interna in die rechte Carotis interna und externa hinüberleitet, während die rechte Carotis communis immer schwächer wird und schließlich, bis auf einen kleinen proximalen, die Schilddrüse und Thymus mit Zweigen versehenden Rest, verschwindet (RATHKE A. L. III, 8). — Zu erwähnen ist ferner, daß es bei denjenigen Schlangen, die im ausgebildeten Zustande nur eine rechte Lunge besitzen, wahrscheinlich, wie dies RATHKE für Tropidonotus angegeben hat, nie zur Ausbildung einer A. pulmonalis

1) Nur bleibt bei den meisten Schlangen die Carotis primaria in der Regel ziemlich kurz, ja bei manchen, wie bei Boa constrictor u. a., fehlt sie vollständig, und die beiden A. carotides communes entspringen nebeneinander aus dem rechten Aortenbogen.

sinistra kommt, weshalb bei ihnen vor der Geburt der linke 6. Aortenbogen seiner ganzen Länge nach als Ductus Botalli funktioniert.

Chelonia Crokodilia.

Bei den Cheloniern und Crocodiliern wandern alle 3 Aortenbogenpaare zusammen mit dem Herzen caudalwärts, wodurch die A. carotides externae und internae eine beträchtliche Verlängerung erfahren. — Wahrscheinlich kommt es dann zwischen diesen Gefäßen in der Zungenbeingegend jederseits zur Bildung einer Anastomose, so daß aus der Carotis interna dem Endgebiete der Carotis externa Blut zuströmen kann. — Während nun aber bei den Krokodilen die Carotis externa als ein verhältnismäßig weites Gefäß (A. collateralis colli) [van Bemmelen, 1887; Mackay, 1889] persistiert (Fig. 114), wird sie bei den Cheloniern zu einem überaus schwachen Arterienstamme (A. cervicalis communis) [J. J. Mackay, 1889].

Während sich bei den Cheloniern an den Aortenbogen nichts mehr weiter ändert, kommt es bei den Krokodilen weiterhin noch zur Rückbildung des Carotidenbogens. — Dieselbe wird dadurch eingeleitet, daß sich die A. carotides internae beider Seiten an der ventralen Fläche der Halswirbelsäule aneinanderlegen und miteinander verschmelzen (Fig. 114). Nun erweitert sich das aus dem linken Carotidenbogen entstandene Anfangsstück der A. carotis interna sin., während gleichzeitig der gleiche Abschnitt der rechten Carotis interna immer schwächer wird und schließlich vollkommen schwindet (Rathke, 1858).

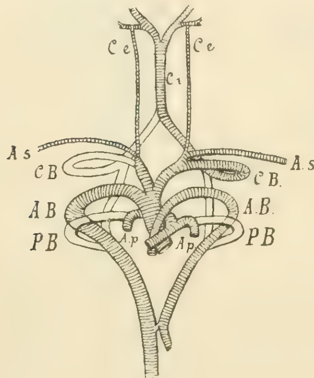


Fig. 114. Schema der Arterien, welche sich bei Krokodilen aus den Aortenbogen und Aortenwurzeln entwickeln. Buchstubenbezeichnung wie bei Fig. 110 u. 112.

Ein wichtiger Unterschied zwischen den Arterienverhältnissen der Saurier einer und denen der Chelonier und Krokodile andererseits kommt nun noch dadurch zum Ausdrucke, daß A. subclaviae, wie sie bei den Sauriern zur Entwickelung kommen, bei den Cheloniern und Krokodilen zwar wahrscheinlich angelegt, später aber durch Arterien ersetzt werden, die (so wie bei den Vögeln) von dem ventralen Abschnitte der 3. Aortenbogen oder den Anfangsteilen der Carotides externae (Fig. 114) aus sich entwickeln und schließlich die vorderen Extremitäten allein mit Blut versorgen (J. J. Mackay, 1889).

Vögel.

Umgestaltung der Aortenbogen. Die Umgestaltungen, welche der uns hier interessierende Abschnitt des Aortensystems bei den Vögeln erleidet, erinnern in vieler Beziehung an die für Chelonier und Krokodilier beschriebenen Verhältnisse. — Auch bei den Vögeln verbleiben die Carotidenbogen stets in der Nachbarschaft der 4. Aortenbogen und die Carotides internae setzen sich mit den Carotides externae in der Zungenbeingegend in Verbindung, worauf die Stämme der letzteren wie bei den Cheloniern bis auf unscheinbare Reste zurückgebildet werden.

Bildung des Carotis subvertebralis. Ferner legen sich bei den Vögeln die beiden Carotides internae eine Strecke weit an der Ventralseite der Halswirbelsäule aneinander und verbleiben in diesem Zustande entweder zeitlebens (Mehrzahl der Vögel) (Fig. 115) oder sie verschmelzen im Bereiche dieser Strecke wie bei den Krokodilen miteinander (Rathke, 1858) und bilden so eine zweiwurzelige, unpaare Carotis subvertebralis (Botaurus stellaris, Ardea minuta u. a.), oder aber es schwindet auch noch die eine, aus dem Carotidenbogen und dem Anfangsabschnitte der Carotis interna hervorgegangene Wurzel dieser Carotis subvertebralis, wie dieses bei den Krokodilen regelmäßig der Fall ist. — Und zwar kann dieser Schwund entweder die linke (Apteryx, Podiceps u. a.) oder die rechte Wurzel (Eupodotis) dieses Gefäßstammes betreffen.

Bildung der A. subclaviae secundariae. Ferner kommt es auch bei den Vögeln wie bei Cheloniern und Krokodiliern zur Bildung einer A. subclavia (secundaria), die aus dem ventralen Abschnitte des Carotidenbogens hervorwächst (Hochstetter 1890)[1]) und an der Extremitätenwurzel sich mit der schon früher bestehenden A. subalavia (primaria), die so wie bei den Embryonen der meisten Wirbeltiere aus einer aus der Aorta dorsalis entspringenden segmentalen Leibeswandarterie entstanden ist, verbindet (Hochstetter), worauf die letztere zu Grunde geht, während die A. subclavia secundaria allein bestehen bleibt.

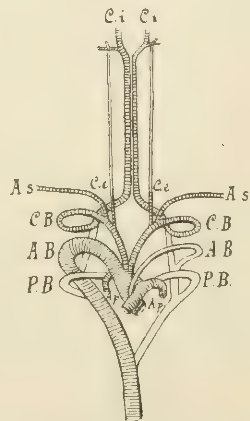


Fig. 115. Schema der Arterien, welche bei den Vögeln aus den Aortenbogen und den Aortenwurzeln entstehen. Buchstabenbezeichnung wie bei den vorhergehenden Figuren.

Ausfall des 4. linken Aortenbogens. Einen wesentlichen Fortschritt in der Ausbildung ihres Aortensystemes diesen Reptilien gegenüber zeigen jedoch die Vögel dadurch, daß bei ihnen sowohl der linke 4. Aortenbogen, als auch das an ihn anschließende Stück der dorsalen Aortenwurzel, bis zur Mündung des linken Pulmonalisbogens, vollständig zu Grunde geht und infolge dieses Ausfalles der Truncus arteriosus nur in 2 Arterienrohre (vergl. p. 39 und 40) zerfällt, die sich vollständig von einander trennen und nur, da sie intrapericardial gelegen sind, durch einen gemeinschaftlichen Pericardialüberzug zusammengehalten werden. Dieser Ausfall des 4. Aortenbogens hat aber auch zur Folge, daß die linke dorsale Aortenwurzel soweit sie erhalten bleibt, die Fortsetzung des linken Ductus arter. Botalli bildet, welcher dadurch also eine sekundäre Verlängerung erfährt (Fig. 115).

Säuger.

Umbildung der Aortenbogen. Auch bei den Embryonen der Säuger zerfällt der Tr. arteriosus, ganz ähnlich wie bei den Vögeln, infolge der Entwickelung nur eines Truncusseptums

---

1) J. J. Mackay (1889), der die Entwickelung dieser Arterien zuerst beschrieben hat, läßt sie aus den Wurzeln der A. carotides externae hervorwachsen.

(vergl. p. 49 und 54) in zwei vollkommen von einander getrennte und nur durch einen gemeinsamen Pericardialüberzug zusammengehaltene Arterienrohre (Aorta und Pulmonalis). — Doch ist diese Uebereinstimmung insofern keine ganz vollkommene, als die Ausbildung nur eines Truncusseptums bei den Vögeln mit dem Ausfalle des linken 4. Aortenbogens zusammenzuhängen scheint [1]), während bei den Säugern ein solcher Ausfall nicht erfolgt, da bei ihnen beide 4. Aortenbogen erhalten bleiben. — Dagegen stimmen die Säuger mit den Vögeln darin vollkommen überein, daß auch bei ihnen die dorsalen Aortenwurzeln zwischen den Carotidenbogen und den 4. Aortenbogen frühzeitig schwinden. — Dadurch werden die Carotidenbogen zu den Anfangsabschnitten der A. carotides internae, während die paarigen Abschnitte des Tr. arteriosus zwischen Carotidenbogen und 4 Aortenbogen, wie bei den Schlangen, nunmehr als Carotides communes funktionieren (Fig. 116) [2]).

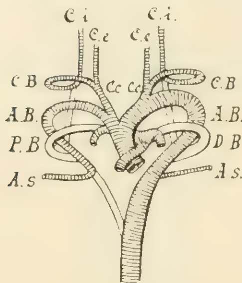


Fig. 116. Schema der Arterien, welche sich bei den Säugetieren aus den Aortenbogen und den Aortenwurzeln entwickeln. *D.B.* Ductus Botalli, übrige Bezeichnungen wie bei den früheren Figuren.

Sekundäre Verlängerung der dorsalen Aortenwurzeln. Was jedoch alle übrigen die Aortenbogen und Wurzeln betreffenden. sekundären Veränderungen anbetrifft, weichen die Säuger von den Vögeln vollkommen ab. — Schon die sekundäre Spaltung, welche auch hier der Aortenstamm von dem Zusammenflußwinkel der Aortenwurzeln aus erleidet, erfolgt nicht mehr in der für die Sauropsiden charakteristischen, asymmetrischen Weise, sondern symmetrisch, wie bei den Anuren, was so wie dort zur Folge hat, daß nachdem die Spaltung vollzogen ist, die A. subclaviae, die früher aus der Aorta dorsalis entsprangen, ihren Ursprung symmetrisch aus den beiden sekundär verlängerten, dorsalen Aortenwurzeln nehmen (Hochstetter, 1890) (vergl. Fig. 109 und Fig. 116). — Bald kommt es dann zu einem vollkommenen Schwund des rechten Pulmonalisbogenabschnittes zwischen A. pulmonalis dextra und rechter dorsaler Aortenwurzel und schließlich obliteriert auch noch die letztere in ihrem zwischen der Abgangsstelle der A. subclavia dextra und der Aorta dorsalis befindlichen Abschnitte (Fig. 116). Damit sind dann die Verhältnisse hergestellt, wie sie etwa beim Menschen, wenn wir von den durch Wachstumsverschiebungen sich ergebenden Veränderungen [3]) absehen, bis zur Zeit der Geburt persistieren.

Herstellung der definitiven Verhältnisse des Aortenbogens und seiner Aeste beim Menschen. Aus dem Aorten-

1) Bei den Vögeln kommt es nämlich nach Greil thatsächlich auch zur Anlage eines dem Septum aorticum der Reptilien entsprechenden Septums, dessen weitere Ausbildung jedoch mit dem Ausfalle des linken 4. Aortenbogens unterbleibt.

2) Bei den Vögeln, bei denen die A. subclaviae (secundariae) aus den Carotidenbogen hervorwachsen, entwickeln sich aus den gleichen Abschnitten des paarigen Truncus die A. anonymae brachiocephalicae der ausgebildeten Form.

3) Zu diesen wären vor allem zu rechnen die Verschiebung der Ausmündung der A. subclavia sinistra an der Einmündungsstelle des Ductus arteriosus vorbei in cranialer Richtung und die Verkürzung, welche der zum Anfangsabschnitt der A. subclavia dextra gewordene rechte 4. Aortenbogen erleidet.

rohre des Tr. arteriosus und seiner linken Fortsetzung bis zur Abgangsstelle der A. carotis communis sinistra, sowie ferner aus dem linken 4. Aortenbogen und dem Reste der linken dorsalen Aortenwurzel ist der Aortenbogen, aus der rechten Fortsetzung des Tr. arteriosus bis zur Abgangsstelle der A. carotis communis ist der Truncus anonymus brachiocephalicus und aus dem rechten 4. Aortenbogen und einem kleinen, erhaltenen Stück der rechten dorsalen Aortenwurzel ist das Anfangsstück der A. subclavia dextra entstanden (Fig. 116). Der linke Pulmonalisbogen endlich läßt außer einem ganz kurzen Anfangsstück der A. pulmonalis sinistra, den dieses Gefäß mit dem Aortenbogen verbindenden, nach der Geburt zum Ligamentum Botalli obliterierenden Ductus Bostalli hervorgehen, während sich vom rechten Pulmonalisbogen nur ein ganz kleines Stück als Anfangsabschnitt der A. pulmonalis dextra erhält.

Rathke (1843) war noch der Meinung, daß bei den Säugern ganz allgemein beide A. pulmonales mittelst gemeinsamen Ursprungsstammes aus dem linken Pulmonalisbogen entspringen. — Doch hat His (A. L. III 11; 1885) später gezeigt, daß sich bei menschlichen Embryonen die beiden A. pulmonales zu den Pulmonalisbogen ganz ähnlich verhalten, wie bei den Sauriern und den Embryonen der Vögel, und ich konnte mich überzeugen, daß die Dinge bei einer Reihe anderer Säuger ähnlich liegen wie beim Menschen. — Neuerdings hat jedoch Bremer (1902) gefunden, daß bei Schweineembryonen die Verhältnisse der A. pulmonales zwar ursprünglich auch so liegen wie beim Menschen und anderen Säugern, daß aber später die beiden A. pulmonales bei dieser Form ventral von der Trachea auf eine Strecke weit miteinander verschmelzen und hierauf die erste A. pulmonalis vom Pulmonalisbogen an bis zu dieser Verschmelzungsstelle hin obliteriert, so daß in späteren Entwickelungsstadien beim Schwein, wie dies Rathke (1843) bereits beschrieben hatte, thatsächlich beide A. pulmonales mittelst gemeinsamen Ursprungsstammmes aus dem linken Pulmonalisbogen entspringen.

Durch Wachstumsverschiebungen bedingte sekundäre Veränderungen der Aeste des Aortenbogens einiger Säuger. Bei vielen Säugern kommt es dann aber, nachdem sich menschenähnliche Verhältnisse des Aortenbogens und seiner Aeste hergestellt haben, durch, namentlich mit der caudalwärts Wanderung des Herzens zusammenhängende, sekundäre Wachstumsverschiebungen noch zu weiteren Veränderungen, die darin bestehen, daß die Mündung der Carotis communis sinistra und des Tr. anonymus einander näher rücken und schließlich einen kürzeren oder längeren gemeinsamen Ursprungsstamm erhalten (Carnivoren). Beim Schwein (Rathke, 1843) verschiebt sich dann noch der Ursprung der A. carotis communis sinistra an diesem Stamme weiter cranialwärts, bis er mit dem Ursprunge der A. carotis communis dextra zusammenstößt, worauf dann diese beiden Gefäße wieder zusammen einen gemeinsamen Ursprungsstamm ausbilden. Bei den Wiederkäuern (Rathke, 1843) und wohl auch beim Pferde stellen sich zuerst Verhältnisse her, die denen der Carnivoren entsprechen, dann schliesst sich aber auch noch der Ursprung der A. subclavia sinistra an die Wurzel des Tr. anonymus an und es gehen schließlich alle drei großen Arterienstämme, die beim Menschen selbständig von einander aus dem Aortenbogen entspringen, von einem gemeinsamen Stamme, der sogenannten Aorta anterior ab.

Entwickelung des Carotidensystems der Säuger. Auch was die Ausgestaltung ihres Carotidensystems anbelangt, unterscheiden

sich die Säuger von den Vögeln und den höher entwickelten Reptilien (Chelonier und Krokodilier) sehr erheblich. — Das Verbreitungsgebiet der inneren sowohl, wie der äußeren Carotiden ist dabei ursprünglich bei den Säugern ein ganz ähnliches wie bei den Vögeln. Die A. carotides internae haben auch bei ihnen zuerst fast den ganzen Kopf mit Blut zu versorgen. Sie setzen sich so wie bei den Embryonen wohl aller Wirbeltiere, in der Mittelhirnbeuge caudalwärts umbiegend in zwei an der Ventralseite des Rautenhirnes caudalwärts verlaufende Arterien fort, die später zur A. basilaris miteinander verschmelzen (HIS, A. L. III 11. 1885).

Dagegen sind die A. carotides externae in ihrem Verbreitungsgebiete zunächst lediglich auf den Zungenbein- und Kieferbogen beschränkt.

Aenderungen im Verbreitungsgebiete der Carotiden. Während aber nun bei den Cheloniern und Vögeln die A. carotides internae das Endverbreitungsgebiet der A. carotides externae übernehmen und so schließlich allein den ganzen Kopf mit Blut versorgen, sehen wir bei den Säugern einen gerade umgekehrten Proceß sich abspielen, indem sich die A. carotides externae mit ihren Aesten allmählich über Gebiete verbreiten, die ursprünglich den A. carotides internae angehören [1]. — Ja im extremsten Falle, wie er z. B. bei den Wiederkäuern eintritt, können die A. carotides externae das ganze Verbreitungsgebiet der A. carotides internae übernehmen und die Stämme dieser Arterien vollständig zu Grunde gehen (BEAUREGARD, 1893).

Die dorsalen Aeste der Aorta und der Aortenwurzeln.

Wie bereits angegeben wurde, zeigen die dorsalen für die Leibeswandungen bestimmten Aeste der Aorta ursprünglich bei allen Wirbeltieren eine streng metamere Anordnung.

Selachier und Teleostier.

Bei den Selachiern läßt sich dieselbe nach RAFFAELE (A. 1892) nur im Rumpfgebiete nachweisen, im Schwanzgebiete soll nur jedem 2. Segmente ein Arterienpaar entsprechen, während bei den Knochenfischen, nach den Angaben VOGT's (A. L. III 4. 1842) für Corregonus palea auch im Schwanzgebiete für jedes Segment ein Arterienpaar entwickelt ist.

Auch im Kopfgebiete kommen bei den Selachiern nach DOHRN (1889/91) solche Arterien zur Entwickelung, die zum Teil aus den Aortenwurzeln, zum Theil aus der Aorta dorsalis entspringen. Später bilden sich dann einzelne dieser Arterien auch im Rumpfgebiete wieder zurück, indem ihre Nachbarn ihr Verbreitungsgebiet an sich reißen und so zeigen die Leibeswandarterien der ausgebildeten Form eine recht unregelmäßige Anordnung.

A. subclaviae der Selachier. Dass die Arterien der vorderen Extremitäten der Selachier aus einem Paare segmentaler Leibeswandarterien hervorgehen, wird von DOHRN (1889/91) ausdrücklich her-

1) Einige Phasen dieses Prozesses konnte GROSSER (A. 1901) bei Fledermausembryonen beobachten und feststellen, daß die A. carotis externa bei jungen Embryonen außer dem Mandibularbogengebiete auch den Oberkieferfortsatz versorgt, daß aber sehr bald Aeste der Carotis interna dieses Gebiet übernehmen und erst später wieder die Carotis externa, diese sowie benachbarte Gebiete (Orbitalgebilde) mit Blut versorgt.

vorgehoben, ähnliches dürfte aber auch für die Arterien der Hintergliedmaßen Geltung haben.

Meist lassen sich an jeder segmentalen Leibeswandarterie schon frühzeitig zwei Aeste unterscheiden, von denen der eine die von der ventralen Rumpfmuskulatur beherrschten Teile der Leibeswand versorgt, während der andere für die dorsale Muskulatur, die Wirbelsäule und das Medullarrohr bestimmt ist. Eine Längsanastomosenkette zwischen den Medullarrohrästen bildet in späteren Entwickelungsstadien die A. medullae spinalis anterior.

Ob bei den Selachiern schon frühzeitig eine der segmentalen Arterien des Kogpfgebietes mit der A. basilaris in Verbindung tritt, wie dieses nach Ziegenhagen (1894) bei den Teleostierembryonen geschieht, ist aus den Angaben Dohrn's nicht zu ersehen.

Amphibien.

A. vertebralis. Bei den Amphibien (Bombinator) ist nach Goette (A. L. III 7. 1875.) schon frühzeitig eine solche Verbindung, welche von der ersten segmentalen Arterie ausgeht und die er A. vertebralis primitiva nennt, vorhanden. Diese Arterie soll jedoch später wieder verschwinden und der bleibenden A. vertebralis (A. vertebro-occipitalis [Gaupp.]), die sich ungefähr an der gleichen Stelle entwickelt, aber andere Beziehungen zu den Muskeln zeigt wie die A. vertebralis primitiva, Platz machen.

Arterien der Gliedmaßen. Daß die Arterien der Gliedmaßen auch bei den Amphibien aus segmentalen Leibeswandarterien hervorgehen, unterliegt wohl keinem Zweifel. Wie sich aber insbesondere bei den Anuren, die von den primitiven, recht abweichenden definitiven Verhältnisse der Arterien der Leibeswandungen entwickeln, darüber liegen nähere Angaben nicht vor.

Bildung der A. vertebralis dorsi bei Anuren. Wahrscheinlich erfolgt bei Rana die Rückbildung der meisten segmentalen Arterien des Rumpfes, nachdem sich zwischen ihnen eine Anastomosenkette, die A. vertebralis dorsi entwickelt hat, die sich von der A. lumbalis 4. bis zur A. occipito-vertebralis erstreckt und es bleiben höchstens vier Lumbalarterienpaare erhalten.

Reptilien.

A. vertebrales cerebrales. Auch bei allen Reptilien scheinen ursprünglich die Leibeswandarterien eine rein metamere Anordnung zu zeigen. Sicher ist dies der Fall bei Lacerta und Tropidonotus. Die erstere Form besitzt auch, wie Van Bemmelen (1894) gezeigt hat, noch im Kopfgebiete drei segmentale Arterienpaare (Fig. 117), von denen die beiden ersten frühzeitig verschwinden, während das dritte zwischen den Anlagen des Atlas und des Hinterhauptes in die Schädelhöhle eindringt und sich großhinwärts fortsetzt, um in der Konkavität der Mittelhirnbeuge in die Carotides internae überzugehen (Fig. 117). Diese beiden Arterien[1])

1) Zweifellos stellen diese Arterien in ihren caudalen Partien Längsanastomosenketten zwischen den ersten drei segmentalen Arterien dar und scheint sich diese Längsanastomosenbildung manchmal auch noch weiter caudalwärts auf die Rückenmarkszweige der ersten segmentalen Arterien der Cervicalregion erstrecken zu können, doch hat sich Van Bemmelen, wie ich einer brieflichen Mitteilung dieses Autors entnehme, neuerdings davon überzeugt, daß diese Anastomosenbildung niemals so weit caudalwärts reicht, als er dieses früher (1894) geglaubt hatte.

können als A. vertebrales cerebrales bezeichnet werden. Sie verschmelzen frühzeitig ventral vom Rautenhirn miteinander zur A. basilaris, ein Prozeß, den zuerst RATHKE für die Natter richtig beschrieben hat.

A. subclavia und A. vertebrales cervicales. Die A. subclavia von Lacerta entsteht jederseits aus der Arterie des 7. Cervicalsegmentes. In der Folge gehen dann die cranial von ihr gelegenen segmentalen Arterien, gleichzeitig mit der caudalwärts Verlagerung der Aortenbogen und bedingt durch dieselbe, zu Grunde, nachdem sich vorher ausgehend von der A. subclavia jederseits zwischen ihnen eine Längsanastomosenkette ventral von der Wirbelsäule knapp neben der Mittellinie entwickelt hat, die wir A. vertebralis cervicalis [1]) nennen. Dieselbe versorgt die Halswirbelsäule und die an ihr haftenden Muskeln mit Blut und entsendet auch kleine Aeste in den Wirbelkanal, tritt aber mit der A. basilaris in keine direkte Verbindung. Bei der Natter ist, wie RATHKE (A. L. III. 8. 1839) angiebt, die gleichnamige Arterie unpaar, doch scheint sie auch hier als paarige Längsanastomosenkette, die von einem segmentalen Arterienpaare in der Höhe des 14.—18. Wirbels aus entsteht, angelegt zu werden [2]), später aber dadurch unpaar zu werden, daß einerseits das Arterienpaar, aus welchem sie entspringt, infolge der caudalwärts Verlagerung der Aortenbogen und Wurzeln zu einem median gelagerten Arterienstamme [3]) ausgesponnen wird und andererseits gleichzeitig die rechtsseitige Längsanastomosenkette zu Grunde geht. So besteht dann die A. vertebralis der Natter aus einem centralen, median gelagerten und einem peripheren links von den ventralen Fortsätzen der Wirbel verlaufenden, von der Muskulatur bedeckten Stück.

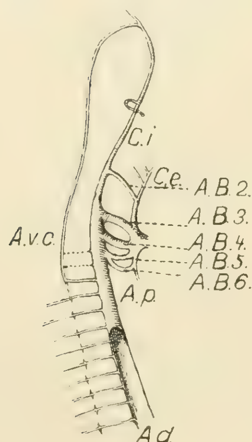


Fig. 117. Vorderer Abschnitt des Aortensystems (linke Hälfte) eines Embryos von Lacerta muralis von 5 mm Länge nach einer bis jetzt noch nicht veröffentlichten Zeichnung VAN BEMMELEN's. *A.B.* Aortenbogen. *A.v.c.* A. vertebralis cerebralis. *A.d.* Aorta dorsalis. *C.e.* Carotis externa. *C.i.* Carotis interna.

Arterien der Hintergliedmaßen. Die hinteren Extremitäten der Saurier werden in der Regel von zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden, segmentalen Arterien mit Blut versorgt von denen die eine mit dem N. ischiadicus verlaufende (A. ischiadica) als die Hauptarterie der Gliedmaße zu bezeichnen ist.

Vögel.

Ueber die Umbildungen, welche die metameren Leibeswandarterien der Vögel erleiden, liegen nur sehr spärliche Angaben vor.

A. subclavia. Die primitive Arterie der vorderen Extremität ist bei Hühnerembryonen von 100—115 Stunden die 15. segmentale

1) Dieses Gefäß entspricht jedoch in keiner Weise dem gleichbenannten Abschnitte der A. vertebralis der Säuger.

2) Bei einigen Schlangen ist nach RATHKE (1856) die A. vertebralis in ihren peripheren Abschnitten thatsächlich paarig.

3) Die gleiche Ursache bewirkt auch, daß bei gewissen Sauriern (Varaniden) ein gemeinsamer Ursprungsstamm für beide A. subclaviae entsteht.

Arterie der Reihe (HOCHSTETTER, 1890); sie bildet sich, nachdem die A. subclavia secundaria (vergl. S. 101) gebildet ist und sich mit ihr am Schultergürtel verbunden hat, in ihrem Anfangsstück ebenso zurück, wie sämtliche segmentale Arterien cranial von ihr, was wieder auf die Lageverschiebungen, welche die Aortenbogen und Wurzeln erleiden, zurückgeführt werden muß.

Arterien der Hintergliedmaßen. Auf die Hintergliedmaßen greifen wie bei den Saurieren jederseits zwei segmentale Arterien über, die jedoch nicht aufeinanderfolgenden Segmenten angehören, da zwischen ihnen noch eine oder zwei segmentale Arterien gelegen sind.

Säuger.

Bildung der A. vertebralis. Bei den Säugern bestehen in frühen Entwickelungsstadien im Kopfgebiete jederseits zwei aus den Aortenwurzeln entspringende segmentale Arterien. Die erste von diesen beiden verläuft mit dem N. hypoglossus (ZIMMERMANN A. L. III, 11. 1889; HOCHSTETTER, 1890; PIPER, A. L. III, 11. 1900) und verschwindet schon sehr früh. Die zweite bildet die Wurzel der A. vertebralis cerebralis. Sie verläuft ganz ähnlich wie die gleichnamige Arterie von Lacerta, auch verschmilzt sie ebenso wie diese mit der Arterie der Gegenseite zur A. basilaris (HIS, A. L. III, 11. 1885, vergl. S. 103).

Mit dem Beginne der Caudalwärtsbewegung der Aortenbogen bildet sich nun eine die Lücken zwischen den Rippenrudimenten und den Querfortsätzen der sechs ersten Halswirbel passierende Längsanastomosenkette (A. vertebralis cervicalis) zwischen den segmentalen Arterien des Cervicalgebietes.

A. subclavia. Dieselbe nimmt ihren Ausgangspunkt von der A. subclavia (Fig. 118), die beim Menschen und beim Kaninchen aus der Arterie des 6. Cervicalsegmentes hervorgeht und setzt sich cranial unmittelbar in die A. vertebralis cerebralis fort. Nun bilden sich sämtliche cranial von der A. subclavia gelegene segmentale Arterien zurück und damit ist die Bildung der A. vertebralis vollendet (HOCHSTETTER 1890*).

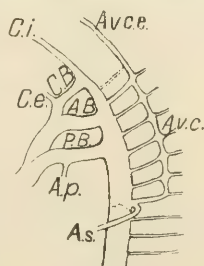


Fig. 118. Entwickelung der A. vertebralis beim Kaninchen nach einer Profilkonstruktion. *C.B.* Carotidenbogen. *A.B.* Aortenbogen. *P.B.* Pulmonalisbogen. *A.p.* A. pulmonalis. *A.s.* A. subclavia. *A.v.ce.* A. vertebralis cerebralis. *A.v.c.* A. vertebralis cervicalis. *C.e.* Carotis externa. *C.i.* Carotis interna.

Aber auch die Wurzeln der Arterien des 7. Cervical- und des 1. und 2. Thoracalsegmentes bilden sich zurück (Mensch, Kaninchen), nachdem sich aus der A. subclavia hervorsprossend die A. intercostalis suprema entwickelt hat. Dagegen bleiben die übrigen segmentalen Arterien der Thoracalregion (Mensch, Kaninchen) sowie in der Regel die ersten (beim Menschen 4) segmentalen Arterien der Lendenregion erhalten[1]).

1) Doch kommt es bei anderen Säugern vielfach dazu, daß benachbarte segmentale Arterien des Thoracal- und Lumbalgebietes durch Anastomosen miteinander in Verbindung treten und dann einzelne Intercostal- und Lumbalarterienstämme ausfallen, so daß im ausgebildeten Zustande mehrere Intercostal- oder Lumbalarterien

Die Arterien der Hintergliedmassen und die A. umbilicales.

Die ursprünglich einfache Arterie der Hintergliedmaße geht höchst wahrscheinlich aus einer segmentalen Arterie des Lendengebietes hervor (Hochstetter, 1890*).

Ursprünglich versorgt sie nur die Extremitätenanlage mit Blut, bald wird sie jedoch auch zum Ursprungsstamm für die A. umbilicalis. Die beiden A. umbilicales entspringen nämlich zuerst (Hochstetter, 1890*) als selbständige, ventrale Aeste aus der Aorta und passieren das dorsale Darmgekröse, um sich an den Seiten des Enddarmes vorbei zur ventralen Leibeswand zu begeben und von hier aus neben dem Allantoisgang zur Placentaranlage zu gelangen. Frühzeitig jedoch schon bildet sich zwischen ihnen und den Wurzeln der Arterien der Hintergliedmaßen eine, jederseits in der Leibeswand verlaufende Anastomose aus (Fig. 119). Indem sich nun diese so gebildeten, secundären Wurzelstämme der A. umbilicales rasch erweitern, verengern sich die primären und schwinden schließlich vollständig. So kommt es, daß dann die A. umbilicalis und die Arterie der hinteren Gliedmaße auf jeder Seite einen gemeinschaftlichen Ursprungsstamm besitzen. Auch bei den Sauropsiden scheinen sich die Beziehungen zwischen Hauptarterie der hinteren Gliedmaße und A. umbilicalis in ähnlicher Weise herzustellen wie bei den Säugern, denn auch bei ihnen entspringen die Allantoisarterien ursprünglich direkt aus der Aorta, während sie später als Zweige der A. ischiadicae erscheinen.

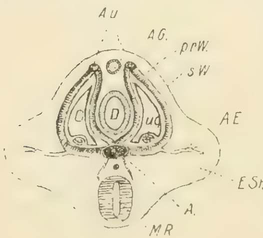


Fig. 119. Entwickelung der aus den Arterien der hinteren Gliedmaßen entspringenden sekundären Wurzeln der A. umbilicales beim Kaninchen. (Schema.) *A.* Aorta. *A.E.* Arterie des Extremitätenstummels. *A.G.* Allantoisgang. *C* Leibeshöhle. *D* Enddarm. *E.St.* Extremitätenstummel. *A.u.* A. umbilicalis. *pr.W.*, *s.W.* primäre, secundäre Wurzel der A. umbilicalis. *M.R.* Medullarrohr. *U.G.* Urnierengang.

Die Arterien der vorderen Extremität.

Bei den Embryonen der Amphibien (Triton, Salamandra) und sämtlichen Amnioten verläuft die einfache Arterie der Extremität ursprünglich ziemlich genau in der Achse des Extremitätenstummels (Hochstetter, 1890, Zuckerkandl, 1894—95). Am Oberarm begleitet sie den N. medianus, am Vorderarm liegt sie zwischen den Anlagen der beiden Vorderarmknochen und perforiert den Carpus im Bereiche der proximalen Reihe seiner Elemente, wie dies Leboucq [1]) für den Menschen, Zuckerkandl (1894—95) für Lacerta, das Hühnchen, die Katze und das Kaninchen, Hochstetter (A. 1896) für Echidna und Grosser (1901) für Rhinolophus nachgewiesen haben.

mittelst gemeinsamer Wurzelstämme aus der Aorta entspringend gefunden werden können.

Die A. mammaria interna und die A. epigastrica inferior sind nach Mall (1898) durch die Bildung von Anastomosenketten zwischen den ventralen Aesten der segmentalen Arterien der Thoracal- und Lumbalregion entstanden zu denken.

1) In der Diskussion gelegentlich des Vortrages von E. Zuckerkandl auf der Anatomenversammlung zu Göttingen 1893.

Arterie des Oberarmes. Die Oberarmarterie bleibt wahrscheinlich bei den Amphibien und den meisten Amnioten in ihrer ursprünglichen Verlaufsweise zeitlebens erhalten, nur bei Echidna geht sie zu Grunde (Hochstetter A. 1896), nachdem sich aus ihrem proximalen Abschnitte eine neue Arterienbahn entwickelt hat, welche den N. radialis bei seinem Verlaufe um den Humerus herum begleitet und zwischen M. brachialis internus und den Muskeln der Radialgruppe in die Ellbogenbeuge gelangt, um hier in die Fortsetzung der ursprünglichen A. brachialis wieder einzumünden.

Arterien des Vorderarmes. Die Hauptarterie des Vorderarmes erhält sich in ihrer ursprünglichen Verlaufsweise auch mit Rücksicht darauf, daß sie beim Uebergange auf den Handrücken zwischen den Elementen der proximalen Carpusreihe hindurch zieht, bei allen Amphibien, unter den Reptilien bei Hatteria und Lacerta agilis (Zuckerkandl, 1894—95) und unter den Säugern bei Ornithorhynchus (Hochstetter A. 1896). Bei den meisten Amnioten kommt es jedoch zu einer mehr oder weniger weitgehenden Rückbildung des Gefäßes, das aber stets als A. interossea erhalten bleibt. Bei den meisten Reptilien tritt nur insofern eine Aenderung des ursprünglichen Zustandes ein, als der den Carpus perforierende Abschnitt schwindet und einem oberflächlich verlaufenden Handrückenast den Platz räumt. Auch bei den Vögeln persistiert die ursprüngliche Arterie als A. interossea, doch entsteht neben ihr sekundär die A. ulnaris superficialis (Zuckerkandl, 1894—95). Am stärksten wird die Arterie in der Regel bei den Säugern zurückgebildet[1]), bei denen sich sekundär eine den N. medianus begleitende Arterie entwickelt (Katze, Kaninchen), die dann die Hauptarterie des Vorderarmes bildet und bei einzelnen als solche neben der A. interossea persistieren kann, wie bei den Ungulaten und Chiropteren, während sie bei anderen Formen unter gleichzeitiger Entwickelung tertiärer Arterienbahnen (A. ulnaris und radialis) teilweise oder nahezu vollständig wieder schwindet (Zuckerkandl, 1894—95).

Die Arterien der hinteren Extremität.

Bei den Embryonen der Amphibien und aller Amnioten hält sich die ursprüngliche Hauptarterie der Hintergliedmaße in ihrem Verlaufe zunächst an den N. ischiadicus, mit dem sie auch das Becken verläßt. Am Unterschenkel verläuft sie zwischen den Anlagen der beiden Unterschenkelknochen und geht bei ihrem Uebertritt auf den Fußrücken, zwischen den Anlagen der Elemente der proximalen Tarsalknochenreihe hindurch. Sie verhält sich also hier wie die entsprechende Arterie des Vorderarmes.

Arterien des Oberschenkels. Eine kleine zweite Arterie, die A. femoralis, greift, proximal vom Hüftgelenk vorbeiziehend, auf die ventrale Fläche des Oberschenkels über. Sie sproßt entweder aus dem Beckenstücke der A. ischiadica hervor, wie bei den Amphibien und Säugern, oder sie entsteht, wie bei den meisten Sauropsiden[2]), aus

1) Ausgenommen ist außer Ornithorhynchus auch der Delphin, bei dem nur der den Carpus perforierende Abschnitt der Arterie verloren gegangen ist (Zuckerkandl, 1894—95).

2) Nur bei Chamaeleo liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den Amphibien.

einem selbständigen segmentalen Aste der Aorta. Bei den Amphibien und Reptilien gewinnt die A. femoralis nie ein größeres Verbreitungsgebiet und so bleibt bei diesen Tieren die A. ischiadica zeitlebens die Hauptarterie der hinteren Gliedmaße. Das gleiche gilt auch für die A. ischiadica der meisten Vögel, doch gewinnt bei diesen die A. femoralis bereits einen größeren Verbreitungsbezirk am Oberschenkel, und bei einigen (Spheniscus u. a.) fehlt sogar die A. ischiadica im Gebiete des Oberschenkels und die A. femoralis ist, indem sie die Unterschenkelverzweigungen der A. ischiadica an sich gerissen hat, zur Hauptarterie der Hintergliedmaße geworden.

Bei den Säugern ist, wie schon erwähnt, die A. femoralis ursprünglich (wahrscheinlich bei allen) ein Seitenast der Hauptarterie der Hintergliedmaße, die wir bis zum Abgange der A. femoralis als A. iliaca communis bezeichnen, ein Verhalten, welches bei vielen Säugern persistiert (Mensch, Kaninchen u. a.). Bei den Embryonen sehr vieler Säuger kommt es jedoch sekundär, vom Teilungswinkel der A. iliaca communis aus, zu einer Spaltung dieses Gefäßes bis an die Aorta heran (Fig. 31 *a*, *b*), wie dieses für die Embryonen der Katze von HOCHSTETTER (1890*) gezeigt wurde[1]. Es entspringen dann (Fig. 120 *b*, *c*) die A. femorales (iliacae externae) beiderseits selbständig aus der Aorta, während die durch diese Spaltung entstandenen zweiten Gefäße, die A. iliacae internae, aus denen, wie bekannt, die A. umbilicales entspringen und die sich in die restierenden Abschnitte der A. ischiadicae fortsetzen, mit der A. caudalis zusammen den sogenannten Truncus hypogastrico-sacralis bilden.

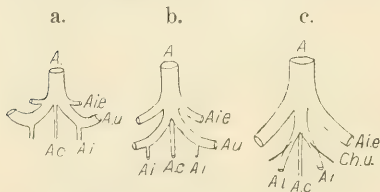


Fig. 120 a—c. Bildung des Truncus hypogastrico sacralis bei der Katze (Schema). *A.* Aorta. *A.i.* A. ischiadica. *A.i.e.* A. iliaca externa. *A.c.* A. caudalis. *A.u.* A. umbilicalis. *Ch.u.* Chorda A. umbilicalis.

Die A. femoralis greift, sobald sie einmal hervorgesproßt ist, sehr rasch auf immer weiter distal gelegene Partien des Oberschenkels über und dringt schließlich in die Kniekehle ein, wo sie sich mit der A. ischiadica verbindet, die nun in ihrem Oberschenkelabschnitte rasch zu Grunde geht, so daß die A. femoralis jetzt zur Hauptarterie der Hintergliedmaße wird (HOCHSTETTER, 1890*). Nur bei den Chiropteren persistiert ganz allgemein der ursprüngliche Zustand, indem die A. ischiadica neben der A. femoralis ihrer ganzen Länge nach erhalten bleibt und sich als A. tibialis antica auf den Unterschenkel fortsetzt (O. GROSSER A. 1901).

Die ursprüngliche Hauptarterie des Unterschenkels, welche beim Uebergange auf den Fuß zwischen den Elementen der ersten Reihe des Tarsus hindurchläuft, geht wahrscheinlich bei allen Amphibien und bei den meisten Reptilien, ZUCKERKANDL (1895*) hat dieses für Rana und Lacerta direkt nachgewiesen, ziemlich unverändert als A. interossea in den definitiven Zustand über. Auch beim Hühnchen erhält sie sich, doch scheint sich hier, nach ZUCKERKANDL (1895*) ihre Durchbruchsstelle auf den Fußrücken zwischen den Unterschenkelknochen proximalwärts zu verschieben.

1) Auch GROSSER (1901) hat neuerdings bei Embryonen von Rhinolophus das Vorhandensein von A. iliacae communes, die der ausgebildeten Form fehlen, nachweisen können.

Bei den Säugern erfolgt, wie derselbe Autor an Kaninchen- und Katzenembryonen gesehen hat, eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion der primären Unterschenkelarterie, nachdem die sekundären und tertiären Arterien dieses Gliedmaßenabschnittes, die als A. saphena, tibialis antica, tibialis postica und peronea bezeichnet werden, aufgetreten sind, wobei jedoch zu bemerken ist, daß wenigstens eine Strecke der A. peronea aus der primären Unterschenkelarterie entstanden sein dürfte.

Die A. omphalo-mesentericae und die Arterien des Darmkanals.

Selachier.

Von den hier in Betracht kommenden Arterien ist bei den Selachiern nur die Bildung der A. omphalo-mesenterica genauer untersucht (P. Mayer, Rückert, van Wijhe, C. K. Hoffmann, Rabl). Diese Arterie kommt nur auf der rechten Seite zur Entwickelung und entsteht zuerst mit mehreren Wurzeln (bei Pristiurus 3, bei Torpedo 4) aus der Aorta, die wegen ihrer merkwürdigen Beziehungen zu den Segmenten der Vorniere von Rückert nnd Rabl als Vornierenarterien bezeichnet wurden. Doch kommen außer diesen Wurzelzweigen der Dottersackarterie noch andere Vornierenarterien zur Anlage, auf der rechten Seite bei Pristiurus noch eine, bei Torpedo zwei, die aber mit den Wurzeln der Dottersackarterie nicht in Verbindung treten und auch linkerseits werden solche Arterien als blind endigende Ausbuchtungen der Aorta angelegt, die sich freilich frühzeitig wieder zurückbilden. Nach Rabl verschmelzen dann zwei oder alle drei die Wurzeln der Dottersackarterie bildenden Vornierenarterien[1]) miteinander, während die übrigen spurlos verschwinden und es wird so auch der Wurzelstamm der Dottersackarterie einfach. Diese Arterie zieht nun frei durch die Leibeshöhle zum Nabel und verteilt sich mit ihren Aesten zuerst nur auf dem Dottersack. Später geht in der Pankreasgegend ein Ast aus ihr hervor (Rabl), der zur A. mesenterica wird und jetzt kann man sie eigentlich erst als A. omphalo-mesenterica bezeichnen.

Teleostier.

Bei den Knochenfischen, die einen rein venösen Dottersackkreislauf besitzen, kommt es in der Regel zur Ausbildung von Dottersackarterien nicht. Dafür ist bei ihnen frühzeitig schon eine A. mesenterica entwickelt, die interessante Beziehungen zum Glomerulus der Vorniere erkennen läßt. Wie Felix (A. 1897) gezeigt hat, erhält der in seinen vorderen Abschnitten paarige Glomerulus der Forelle jederseits ein in seine cranialen Pole eindringendes, aus der Aorta entspringendes Vas afferens und entläßt an seinem caudalen unpaaren Ende die an die Dorsalseite des Darms herantretende A. mesenterica. Später entwickeln sich dann noch einige kleinere aus der Aorta entspringende und in den Glomerulus eindringende A. afferentes (Nebenafferentia) und außerdem bildet sich caudal vom Glomerulus eine Anastomose zwischen Aorta und A. mesenterica aus, die sich rasch erweitert

1) Nach Rückert würde nur eine von den Wurzeln der Dottersackarterie erhalten bleiben, während alle anderen zu Grunde gehen.

und so die eigentliche Wurzel der A. mesenterica bildet (Fig. 121), während das in die A. mesenterica übergehende V. efferens immer schwächer wird. Auch bilden sich die Nebenafferentia zurück, so daß zur Zeit des Ausschlüpfens der Larven nur noch das Hauptafferens des Glomerulus besteht. Mit dem Schwinden des Glomerulus

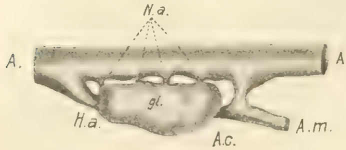


Fig. 121. Vornierenglomerulus eines Forellenembryos von 54 Tagen und seine Beziehungen zur Aorta und der A. mesenterica nach W. FELIX. *A.* Aorta. *A.e.* A. efferens. *A.m.* A. mesenterica. *Gl.* Vornierenglomerulus. *H.a.* Hauptafferens. *N.a.* Nebenafferentia.

vergehen dann natürlich auch seine Arterien. Aus der A. mesenterica entstehen Zweige für die Leber und ein an der Dorsalseite des Darms caudalwärts verlaufender Zweig. Außerdem bilden sich noch direkt aus der Aorta, in der Gegend des Anus, ein oder mehrere Zweige für den Enddarm (ZIEGLER, A. 1897).

Cyclostomen.

GOETTE (A. L. III, 2. 1890) beschreibt bei den Embryonen von Petromyzon nur eine A. mesenterica[1]). Sie entspringt zuerst aus der Ventralseite der Aorta, doch scheint sich ihr Ursprung später dorsalwärts zu verschieben, da sie JULIN (A. 1886) bei Ammocoetes aus dem dorsalen Umfange der Aorta entspringend fand.

Amphibien.

Unter den Amphibien besitzen die Urodelen eine große Zahl von Darmarterien, über deren Entstehungsweise ebensowenig bekannt ist, wie über die Entstehung der mächtigen A. intestinalis communis der Anuren.

Reptilien.

Bei den Reptilien sehen wir ursprünglich eine größere Zahl von aus der Aorta entspringenden Arterien beiderseits in die Dottersackwand übergehen (CLARK, A. L. III, 8. 1857, HOFFMANN, A. L. III, 8. 1890, STRAHL, A. 1883). Diese Arterien gehen bei Lacerta (HOCHSTETTER, 1898) zum Teil symmetrisch, zum Teil asymmetrisch aus der Aorta hervor. Die symmetrisch abgehenden Stämme verschmelzen nach der Entstehung des Darmgekröses zu unpaaren Stämmen miteinander, die erst, an der Darmwand angelangt, sich gabeln. Sie treten untereinander zum Teil in der Darmwand selbst, zum Teil erst in der Dottersackwand durch Anastomosen in Verbindung. In der Folge dehnen sich dann einzelne von ihnen (meist zwei) stärker aus, während die übrigen, schwächeren verschwinden und schließlich bleibt nur ein einziger Stamm, die unpaare A. omphalo-mesenterica, erhalten, die an der linken Seite des Darmes vorbei zur Dottersackwand zieht. Von dem Stamme der A. omphalo-mesenterica aus entsteht hierauf bei Lacerta die dem Mitteldarm zustrebende A. mesenterica

1) Dieselbe entspricht dem von anderen Autoren als A. coeliaca bezeichneten Gefäße.

und cranial von ihr findet sich ein selbständig aus der Aorta entspringender Zweig, die A. coeliaca, während ein oder ein paar ganz kleine, für den Enddarm bestimmte Arterienzweige weit caudal aus der Aorta abdominalis hervorgehen.

Bildung der A. coeliaco-mesenterica bei Lacerta. Bei Hatteria und einigen anderen Sauriern erhält sich dieser Zustand der Darmarterien zeitlebens. Bei den Embryonen von Lacerta kommt es jedoch zur Bildung einer Anastomose zwischen A. omphalo-mesenterica und A. coeliaca und im Anschlusse daran zum Schwunde des Wurzelstückes der letzteren, so daß nach dem Zugrundegehen des Dottersackastes der A. omphalo-mesenterica dieses Gefäß zur A. coeliaco-mesenterica der ausgebildeten Form wird.

Darmarterien anderer Saurier. Bei sehr vielen Sauriern bestehen jedoch viel kompliziertere Verhältnisse der Stämme der Darmarterien. Entweder kommen nämlich an Stelle der A. coeliaco-mesenterica 3 selbständig aus der Aorta entspringende Arterienstämme vor, die sich bei ihrem Verlaufe durch das Gekröse überkreuzen (Tr. coeliacus, Mitteldarmarterie und A. coecalis), oder aber es besteht eine A. coeliaca, wie bei jungen Lacerta-Embryonen, und an Stelle einer einfachen A. mesenterica 2 in verkehrter Reihenfolge aus der Aorta entspringende und im Gekröse sich überkreuzende Arterien (A. coecalis und Mitteldarmarterie). — Für Anguis fragilis, bei welcher Form im ausgebildeten Zustande die Verhältnisse des ersten Falles vorliegen, hat HOCHSTETTER (1898) gezeigt, daß bei jungen Embryonen eine einfache A. coeliaco-mesenterica besteht wie bei Lacerta. Diese spaltet sich dann sekundär von der Abgangsstelle ihrer 3 Aeste aus (Fig. 122) unter gleichzeitiger Drehung der Spaltungsebenen, so daß nun an Stelle der einfachen A. coeliaco-mesenterica 3 Arterien aus der Aorta entspringen, die aber aus diesem Gefäße in einer ihrem Verbreitungsgebiet nicht entsprechenden Reihenfolge hervorgehen und, indem ihre Ursprünge später auseinanderrücken, sich im Gekröse überkreuzen. — Derselbe Autor hat es ferner auf Grund vergleichend-anatomischer Beobachtungen wahrscheinlich gemacht, daß sich alle die verschiedenen Ursprungs- und Verlaufsverhältnisse der Darmarterien der Saurier zum Teil unter Vermittelung ähnlicher Spaltungsprozesse, wie sie bei Anguis fragilis beobachtet werden konnten, aus Verhältnissen entwickelt haben, wie sie entweder bei Hatteria oder bei Lacerta dauernd bestehen.

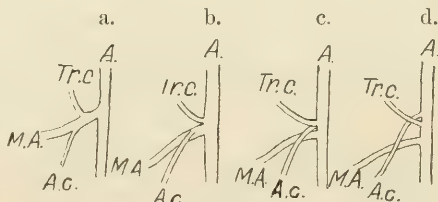


Fig. 122. Schema der Entwickelung des Tr. coeliacus der A. coecalis und der Mitteldarmarterie aus der einfachen A. coeliaco mesenterica bei Anguis fragilis. *A.* Aorta. *A.c.* A. coecalis. *M.A.* Mitteldarmarterie. *Tr.c.* Truncus coeliacus.

Vögel.

Bei den Vögeln (Hühnchen) ist schon frühzeitig nur ein einziges mächtiges Paar von A. omphalo-mesentericae vorhanden. Dasselbe

entspringt zuerst aus den primitiven Aorten, etwas später aus der Aorta dorsalis und vereinigt sich, nachdem das dorsale Gekröse gebildet ist, in demselben zu einem einheitlichen Arterienstamme, der sich erst am Darme in einen rechten und linken Ast gabelt. — Aus diesem Stamme wächst die A. mesenterica anterior hervor. Außerdem entstehen selbständig aus der Aorta die A. coeliaca und die A. mesenterica posterior. Da jedoch bei jungen Embryonen die primitiven Aorten in ihren caudalen Abschnitten allenthalben mit dem Gefäßnetze des Dottersackes zusammenhängen und nach POPOFF (A. 1894) cranial von der Stelle, an welcher sich später aus diesem Zusammenhange die Dottersackarterien entwickeln, bis in die Nähe der vorderen Darmpforte eine größere Zahl von allerdings sehr zarten Verbindungszweigen zwischen Aorten und Dottersackgefäßnetz bestehen, so kann auch beim Hühnchen von einer ursprünglichen Vielheit der Dottersackarterien gesprochen werden.

Säuger.

Auch bei den Säugern existiert ursprünglich beiderseits eine größere Zahl von Dottersackarterien. — BISCHOFF (A. L. III. 10. 1842) hat dieses zuerst beim Kaninchen beobachtet, eine Beobachtung, die Verfasser für die Katze bestätigen kann, und neuerdings hat MALL (A. 1896) bei einem menschlichen Embryo aus der 2. Woche ebenfalls eine größere Zahl von Dottersackarterien, die, wie er angiebt, segmental angeordnet waren, aufgefunden. — Später treffen wir jedoch auch bei den Säugern wie bei den Sauropsiden nur eine einfache A. omphalo-mesenterica. Dieselbe verläuft durch das Darmgekröse bis an den Darm und gabelt sich hier in zwei Aeste, die an der Darmrinne vorbei zum Dottersack ziehen (Fig. 123a). — Wenn sich dann der Darm an dieser Stelle zum Rohre schließt, verschmelzen diese Aeste ventral von ihm ein kurzes Stück weit miteinander, und indem der linke Schenkel der so gebildeten Arterieninsel schwindet (Fig. 123b), zieht die auch hier einfach gewordene A. omphalo-mesenterica an der rechten Seite des Darmrohres vorbei, um sich, erst am Dottersacke angelangt, wieder zu gabeln. — Wie sich der Zustand, in dem nur eine einfache A. omphalomesenterica besteht, aus dem entwickelt, in dem zahlreiche Dottersackarterien vorhanden sind, ist noch nicht untersucht worden.

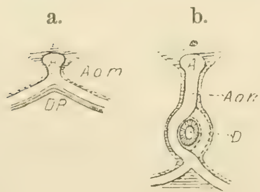


Fig. 123a u. b. Die Herstellung der Beziehungen der A. omphalo-mesenterica zum Darmrohr bei der Katze (Schema). *A.* Aorta. *A.o.m.* A. omphalomesenterica. *D.* Darmrohr. *D.R.* Darmrinne.

Bei Echidna wurde ein Entwickelungsstadium der A. omphalomesenterica beobachtet, in welchem dieses Gefäß mit mehreren Wurzeln aus der Aorta entsprang (HOCHSTETTER A. 1896).

Ganz eigenartig erweisen sich nach RAVN (1894) die Verhältnisse dieser Arterie bei jungen Embryonen der Ratte und der Maus. Bei diesen entspringt die ventral vom Darmrohr cranialwärts verlaufende einfache A. omphalo-mesenterica aus jenen, ventral vom Darme sich

vereinigenden Endästen der Aorta, aus denen später die A. umbilicalis (Fig. 124) hervorgeht, und gabelt sich erst in der Höhe, in der bei anderen Säugern die A. omphalo-mesentericae aus der Aorta entspringen. — Später (Fig. 124) finden sich dann an dieser Stelle 2 größere Anastomosen zwischen ihr und der Aorta entwickelt, von denen sich weiterhin nur die linke ausweitet, während die rechte, sowie der ventral vom Darme gelegene ursprüngliche Anfangsabschnitt der Arterie, zu Grunde geht, so daß diese Tiere in späteren Entwickelungsstadien ähnliche Verhältnisse der A. omphalo-mesenterica darbieten wie andere Säuger.

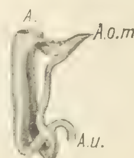


Fig. 124. Ursprungsverhältnisse der A. omphalo-mesenterica bei einem Rattenembryo nach Ravn. *A.* Aorta. *A.o.m.* A. omphalo-mesenterica. *A.u.* A. umbilicalis.

Von der A. omphalo-mesenterica aus entwickelt sich in ähnlicher Weise wie bei den Sauropsiden die A. mesenterica anterior. — Außerdem finden wir bei den Säugerembryonen noch selbständig aus der Aorta entspringend eine A. coeliaca und eine A. mesenterica posterior. — Bei Echidna geht jedoch die A. coeliaca (Hochstetter A. 1896) als selbständig entspringender Stamm in ähnlicher Weise verloren wie bei Lacerta, und es kommt bei dieser Form daher auch zur Ausbildung einer A. coeliaco-mesenterica.

Die Arterien des Exkretionssystems und der Geschlechtsdrüsen.

Ueber die sogenannten Vornierenarterien der Selachier, sowie über die Arterien des Vornierenglomerulus der Forelle wurden bereits an anderer Stelle (p. 111 und 112) Angaben gemacht. Bezüglich der Arterien des Mesonephros der Selachier giebt Dohrn (1889—91) an, daß sie aus den segmentalen Leibeswandarterien entspringen.

Bei den Amphibien sind die Arterien des Vornierenglomerulus eigene seitlich abgehende Zweige der Aorta. Sie sind nach Semon (A. 1891) bei den Embryonen von Ichthyophis entsprechend der segmentalen Gliederung des Glomerulus segmental angeordnet[1]), ebenso wie die gleichfalls seitlich von der Aorta abgehenden Arterien der primären Urnierenglomeruli. — Ein ähnliches Verhältnis zeigen auch die Urnierenarterien der Amnioten, bei denen ursprünglich wahrscheinlich jeder Urnierenglomerulus seinen eigenen Zweig aus der Aorta zugeteilt erhält. Allerdings erfährt später, mit der weiteren Entwickelung der Urniere, die Zahl der Urnierenarterien eine erhebliche Reduktion.

Gleichzeitig treten Zweige bestimmter Urnierenarterien an die Geschlechtsdrüsen heran. — Bildet sich dann die Urniere zurück, so bleiben schließlich einige (Reptilien) oder nur eine von diesen Urnierenarterien auf jeder Seite (Vögel, Säuger) als Arterien des Hodens und Nebenhodens, oder des Ovariums und Eileiters erhalten. Zu diesen Arterien kommen dann noch die Arterien der bleibenden Nieren hinzu, die sich aus der Aorta oder aus Seitenzweigen derselben entwickeln, wenn die Nieren einen bestimmten Entwickelungsgrad erreicht haben.

1) Nach Brauer (A. 1902) sind bei Hypogeophys die Arterienzweige des Vornierenglomerulus und der Urnierenglomeruli intersegmental angeordnet.

Bei den Säugern entstehen die A. renales in der Regel direkt aus der Aorta erst dann, wenn die Nieren bei ihrer Wanderung ihre definitive Lage in der Lendengegend erreicht haben (HOCHSTETTER A. 1891).

Entwickelung des Venensystems.

Selachier.

V. omphalo-mesentericae und V. subintestinalis. Die ersten bei den Selachiern auftretenden Venenstämme sind die ursprünglich gleich starken V. omphalo-mesentericae (P. MAYER A. 1886—87, RABL 1892). Sie wurzeln in der Dottersack- und Darmwand und münden vereinigt in das caudale Ende des Herzschlauches (Fig. 125). — Die linke Vene wird bald etwas stärker als die rechte und wächst an

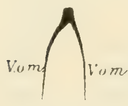


Fig. 125.



Fig. 126.

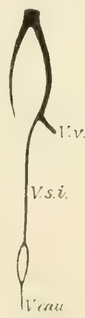


Fig. 127.

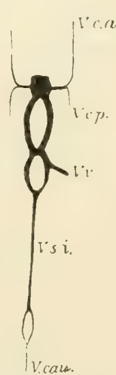


Fig. 128.

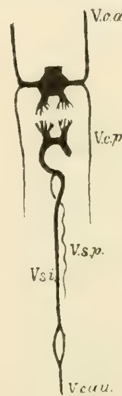


Fig. 129.

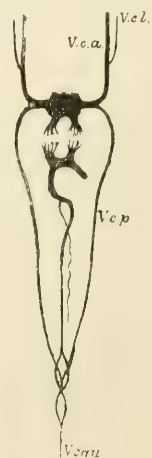


Fig. 130.

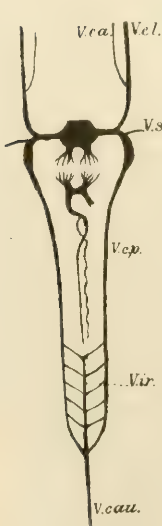


Fig. 131.

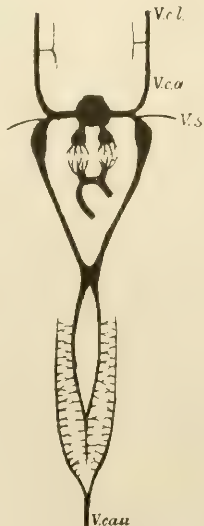


Fig. 132.

Fig. 125—132. Schemata, die Entwickelung der Hauptvenenstämme der Selachier darstellend (etwas modifiziert), nach RABL. *V.o.m.* V. omphalo mesenterica. *V.v.* V. vitellina. *V.s.i.* V. subintestinalis. *V.cau.* V. caudalis. *V.c.a.* V. cardinalis anterior. *V.c.p.* V. cardinalis posterior. *V.sp.* V. der Spiralfalte. *V.c.l.* V. capitis lateralis. *V.s.* V. subclavia. *V.i.r.* V. interrenalis.

der Seite des Dotterstieles caudalwärts, bis sie an der hinteren Darmpforte vorbei in einen ventral vom Darmrohre gelegenen weiten Venensack übergeht, welcher die mächtige linke Dottervene aufnimmt und der sich dann noch weiter caudalwärts in zwei ebenfalls ventral vom Darme gelegene, schwächere Venen fortsetzt, die mehrfach miteinander

anastomosieren (Fig. 126)[1]. — Diese beiden Venen verschmelzen in der Folge miteinander zu einem einfachen Venenstamme, der mit dem Venensack zusammen die V. subintestinalis der Autoren bildet. Nur in der Gegend der Kloake bleibt die Verschmelzung aus, so daß hier die V. subintestinalis das Kloakendivertikel des Darmes mit zwei Schenkeln umfaßt (Fig. 127).

Ringbildungen der V. omphalo-mesentericae und Entstehung des Pfortadersystemes der Leber. Nun entwickelt sich zwischen den beiden V. omphalo-mesentericae zuerst caudal von der Mündung des Leberganges in den Darm eine mächtige, ventral vom Darme gelegene Anastomose und etwas später eine zweite, aber schwächere dorsal vom Darme unmittelbar caudal von der Pancreasanlage[2]. — So kommt es zur Ausbildung eines von den V. omphalo-mesentericae gebildeten Venenringes um den Darm (Fig. 128), in dessen linken Schenkel die linke Dottersackvene mündet.

Dieser Venenring hat jedoch nur kurzen Bestand. Es obliteriert nämlich sein linker Schenkel bis zur Mündung der linken (nunmehr alleinigen) Dottersackvene, und es bildet jetzt sein allein erhalten gebliebener caudaler und rechter Schenkel die Fortsetzung der V. subintestinalis, die dort, wo sie an der Dorsalseite des Darmes vorüberzieht, die inzwischen zur Entwickelung gekommene Vene der Spiralfalte[3] aufnimmt (Fig. 129) und von hier an nun als V. portae bezeichnet werden kann. — Der craniale Schenkel des Venenringes aber wird zu einer Anastomose zwischen V. portae und V. vitellina, während die durch die Leber verlaufenden Abschnitte der beiden V. omphalo-mesentericae in diesem Organe größtenteils in ein Venennetz zerfallen und nur in ihren distalen und proximalen Abschnitten als V. hepaticae advehentes und revehentes erhalten bleiben (Fig. 129). Auf diese Weise entsteht der Pfortaderkreislauf der Leber, welchem Organe somit sowohl vom Darme her durch die V. portae, als auch vom Dottersacke durch die V. vitellina Blut zugeführt wird.

V. cardinales. Noch bevor aber die geschilderten Veränderungen an dem Systeme der Darmdottersackvenen Platz gegriffen haben, treten im Körper des Embryo selbst 2 neue Venenpaare auf, die wir als V. cardinales bezeichnen und die in ähnlicher Weise, wie bei den Selachiern, bei allen Wirbeltieren zur Entwickelung kommen.

D. Cuvieri. Die V. cardinales anteriores, welche zuerst auftreten, sammeln das Blut aus dem Kopfe und vereinigen sich mit den etwas später auftretenden V. cardinales posteriores, die das Blut aus den Rumpfwandungen und aus den an die letzteren angeschlossenen Organen abführen, zu den beiden Ductus Cuvieri (Fig. 128, 129), die auf dem Wege des Mesocardium laterale den Sinus venosus erreichen und diesem so das Körpervenenblut zuführen.

---

1) Eine caudale Fortsetzung der rechten V. omphalo-mesenterica bis zum Venensack, wie sie P. Mayer (A. 1886—87) annimmt, kommt weder bei Pristiurus (Rabl 1892) noch bei Acanthias (C. K. Hofmann 1893) zur Entwickelung.

2) Die Bildung dieser Anastomose unterbleibt bei Pristiurus.

3) Diese Vene entsteht somit selbständig und nicht, wie dieses früher (Balfour A. L. III. 3, 1878) angenommen wurde, aus der V. subintestinalis.

V. caudalis. Die Venae cardinales posteriores verlängern sich sehr rasch caudalwärts. — Gleichzeitig bildet sich der Schwanzdarm zurück. und die V. subintestinalis wird nun in ihrem Schwanzabschnitte, indem sie sich der Aorta caudalis anlegt, zur V. caudalis. Diese setzt sich hierauf in der Gegend der Kloake durch 2 Anastomosen mit den Enden der V. cardinales posteriores in Verbindung (Fig. 130) und verliert ihren Zusammenhang mit der V. subintestinalis, so daß jetzt alles Blut aus dem Schwanze in die V. cardinales posteriores abfließt. — Die Caudalvene wächst aber dann ventral vom Interrenalkörper cranialwärts noch weiter fort, wobei, wie RABL (1892) angiebt, quere, ventral vom Interrenalkörper verlaufende Anastomosen zwischen den caudalen Abschnitten der V. cardinales posteriores eine vermittelnde Rolle zu spielen scheinen (Fig. 131).

V. interrenalis. So entsteht als craniale Fortsetzung der V. caudalis die Interrenalvene (RABL (1892).Es erweitert sich nun das caudalste Anastomosenpaar zwischen Caudalvene und V. cardinales post. und das cranialste zwischen Interrenalvene und diesen Venen, während der caudalste Abschnitt der V. interrenalis immer schwächer wird und ebenso schwindet, wie der unmittelbar caudal von dem vordersten Anastomosenpaar befindliche Abschnitt der hinteren Cardinalvenen.

Bildung des Pfortadersystems der Nieren. So muß nun alles aus der Caudalvene den hinteren nunmehr selbständig gewordenen Abschnitten der V. cardinales p. zuströmende Blut das aus den Anastomosen des früheren Entwickelungsstadiums entstandene Venennetz der Niere passieren, um in die Interrenalvene und in die vorderen Abschnitte der hinteren Cardinalvene zu gelangen, und es ist auf diese Weise das Pfortadernetz der Niere entstanden (Fig. 132).

Cardinalvenensinus. Später verschmelzen dann noch die beiden hinteren Cardinalvenen cranial von den Nieren miteinander und bilden weiter, bevor sie in den D. Cuvieri münden, jederseits eine Erweiterung, den sogenannten Cardinalvenensinus, in dessen cranialsten Abschnitt die V. subclavia mündet (Fig. 132).

Lebervenensinus. Aehnliche sinusartige Eweiterungen entwickeln sich auch, und zwar noch innerhalb der Leber, an den beiden V. hepaticae revehentes.

Parietalvenen. Zu den Venen des Rumpfabschnittes zählen auch noch die verhältnismäßig spät zur Entwickelung gelangenden Parietal- oder Seitenvenen (RABL 1892). Sie kommen aus der Gegend der Bauchflossen und münden direkt in die D. Cuvieri.

Die V. cardinales anteriores und die V. capitis laterales. Die V. cardinales anteriores liegen kurz nach ihrem Auftreten an der medialen Seite der Ganglien des Trigeminus, Acustico-facialis, der Wurzeln der N. glossopharyngeus und vagus sowie des Gehörbläschens. Weiter caudalwärts verlaufen sie an der Seite der Chorda und der Aorta. — Bald entwickelt sich jedoch neben ihnen, lateral und etwas ventral vom Gehörbläschen jederseits eine zweite Vene, die sich noch über dem Kiemendarm mit der vorderen Cardinalvene vereinigt. Diese Vene (V. capitis lateralis), welche rasch an Mächtigkeit gewinnt, verläuft dann lateral von den Ganglien und Wurzeln der Hirnnerven

und wird schließlich zur Hauptvene des Kopfes, während die ursprüngliche Venenbahn größtenteils schwindet (Rabl 1892).

Die Entwickelung des Dottersackkreislaufes der Selachier. Das erste Gefäß, welches auf dem Dottersacke der Selachier sichtbar wird, ist nach Balfour die einfache Dottersackarterie[1]), welche an der rechten Seite des Embryo aus dem Nabel hervorkommt, geradeaus gegen den vorderen Pol des Blastoderms zieht, um sich nach kurzem Verlauf in 2 Aeste zu gabeln, die nach rückwärts zu umbiegen (Fig. 133). — Später, wenn das Blastoderm den Dotter bis auf eine kleine Partie (Fig. 134*) umwachsen hat, haben sich diese beiden Aeste nach rückwärts verlängert und einen Ring gebildet, von dem zahlreiche, ein Netz bildende Zweige ausgehen, aus denen das Blut

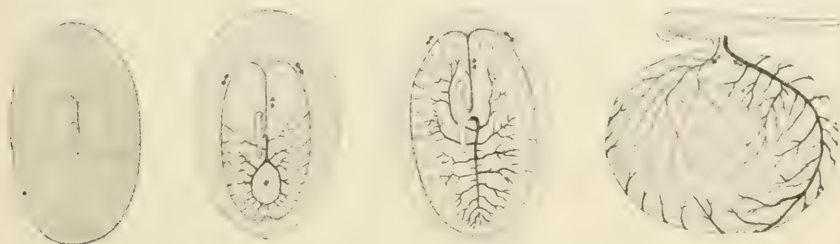


Fig. 133. Fig. 134. Fig. 135. Fig. 136.

Fig. 133—136. Schema, die Entwickelung des Dottersackkreislaufes bei den Selachiern darstellend, nach Balfour.

in die V. vitellina abströmt. Diese Vene bildet, indem sie sich nach rückwärts zu gabelt, mit ihren beiden Aesten, entsprechend dem Umwachsungsrand, einen Ring (Fig. 134). Noch später verschwindet dieser Ring, indem die beiden ihn bildenden Aeste der V. vitellina verschmelzen (Fig. 135). Schließlich hört auch der arterielle Ringsinus zu bestehen auf, und es wird der ganze Dottersack von einem reichmaschigen Gefäßnetz überzogen, dem das Blut durch die einfache, gegen den vorderen Dottersackpol zu ziehende, rasch sich verästelnde Dottersackarterie zugeführt wird (Fig. 136), während die an der ventralen Seite des Dottersackes entstehende einfache Dottersackvene das Blut aus dem Gefäßnetze des Dottersackes wieder ableitet (Balfour A. L. III 3, 1878).

Cyclostomen.

Die Darmlebervenen und die V. subintestinalis. Bei Petromyzon fluviatilis sind die ersten auftretenden Venen die vom Sinus venosus aus entstehenden Darmlebervenen (Goette A. L. III 2. 1890). Sie entsprechen den V. omphalo-mesentericae der Selachier. Zunächst bilden sie rechts und links von den Leberschläuchen wandungslose Lakunen und gehen, caudalwärts sich vereinigend, auf die ventrale Fläche des Darmes über, wo sie einen mächtigen Venenstamm, die V. subintestinalis bilden (Fig. 137), die ebenso wie die Darmleber-

---

1) Nach H. Virchow (A. 1895) ist diese Arterie zuerst paarig angelegt, und verschmelzen die paarigen Anlagen erst sekundär zu einem unpaaren Stamme.

venen erst später eine epitheliale Wandung erhält (GOETTE A. L. III 2. 1890). — Etwas später als diese Venen treten die V. cardinales auf.

V. cardinales und D. Cuvieri. Sie erscheinen als schwache Zweige der cranialen Endstrecke der Darmlebervene und münden zunächst noch unabhängig voneinander, durch das Mesocardium laterale (GOETTE's Parietalgekröse) an die Darmlebervene herankommend, in die letztere (Fig. 137). — Erst später rücken die Mündungen der vorderen und hinteren Cardinalvene zusammen und bilden, miteinander verschmelzend, den anfänglich ganz kurzen Ductus Cuvieri (Fig. 138). — In dieser Entwickelungsperiode durchströmt das Blut der V. cardinalis anterior, bevor es in den D. Cuvieri gelangt, die Kopfniere. — Später kommt es dazu, daß dieses Organ infolge eingetretener Wachstumsverschiebungen in den D. Cuvieri hineinragt.

V. jugularis impar. Frühzeitig tritt auch die V. jugularis impar auf, ein Gefäß, welches in der ventralen Leibeswand der Kiemen- und Herzgegend verläuft und den Sinus venosus durch das ventrale Lebergekröse erreicht.

Bildung des Pfortaderkreislaufes der Leber. Infolge der Abschnürung der Leber vom Darme giebt nun im weiteren Verlaufe der Entwickelung die linke Darmlebervene ihre Verbindung mit der V. subintestinalis auf, während die rechte Vene innerhalb der Leber in ein Venennetz zerfällt. — Die proximalen Abschnitte der Darmlebervenen werden hierauf zu den V. hepaticae revehentes (Fig. 138), denen sich später noch eine dritte V. hepatica revehens zugesellt, die, bevor sie in den Sinus venosus mündet, die V. jugularis impar aufnimmt. — Der caudal von der Leber übrig bleibende Abschnitt der rechten Darmlebervene aber wird zur Pfortader, deren Hauptwurzel die V. subintestinalis bildet.

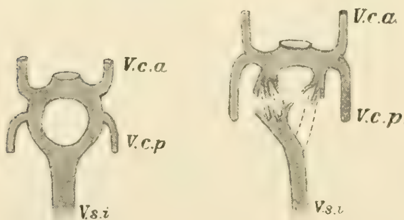


Fig. 137. Fig. 138.

Fig. 137. Schema des Verhaltens der ersten Venenstämme zum Sinus venosus bei Petromyzon nach GOETTE. Buchstabenbezeichnung wie bei den früheren Figuren.

Fig. 138. Schema des Verhaltens der großen Venenstämme bei einem jungen Ammocoetes, nachdem der Pfortaderkreislauf der Leber gebildet ist, nach GOETTE.

Lageveränderung der V. subintestinalis. Diese schnürt sich allmählich vom Darm ab und wird zu gleicher Zeit mit ihm so gedreht, daß sie ihre ursprüngliche, ventrale Lage aufgiebt und an die rechte Seite des Darmes zu liegen kommt.

Venen der Spiralfalte. Außerdem bildet sich noch eine zweite Wurzel der Pfortader in der Vene der Spiralfalte aus, die der V. subintestinalis stets gegenüberliegt. Diese Vene ist somit ebensowenig wie die gleichnamige der Selachier ein Derivat der V. subintestinalis.

Rückbildung des linken Ductus Cuvieri. Auch die Körpervenen behalten ihre ursprüngliche, symmetrische Anordnung nicht vollständig bei. Vielmehr entsteht zwischen den beiden D. Cuvieri eine breite, ventral von der Aorta gelagerte Anastomose, die das Blut

der linken Cardinalvenen dem rechten D. Cuvieri zuführt, während sich gleichzeitig der linke D. Cuvieri vollständig zurückbildet.

Teleostier.

V. subintestinalis. Auch bei den Knochenfischen sind die ersten auftretenden Venen die Darmdottersackvenen. Sie wurzeln in der V. subintestinalis, die im Schwanze aus der an ihrem Ende ventralwärts umbiegenden Aorta caudalis beginnt und an der Kloake vorbei eine kurze Strecke weit an der Ventralseite des Darmes verläuft, um dann auf den Dottersack überzugehen.

V. vitellina media. Hier setzt sie sich entweder in ein median über die Dotterkugel dem Herzen zustrebendes Gefäß, die V. vitellina media, fort (Fig. 139), wie bei Belone (Wenckebach A. L. III 4, 1886*, (Ziegler A. 1887, Ziegenhagen A. 1896), Esox, Syngnathus Ziegler A. 1887), Gobius (Ziegler A. 1887, Ziegenhagen A. 1896), Hippocampus (Ziegenhagen A. 1896) u. a., oder es teilt sich, wie bei Salmo, der Strom der V. subintestinalis in zwei Ströme (Ziegler A. 1887, Hochstetter 1888), die seitlich vom Embryo im Bogen dem caudalen Herzende zustreben[1]). Diese beiden Venen werden auch als Randvenen bezeichnet, weil sie später durch längere Zeit den gefäßfreien Teil des Dottersackes begrenzen.

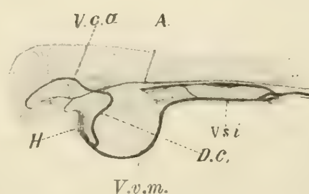


Fig. 139. Gefäßsystem eines Gobius-Embryo nach Wenckebach. *A.* Aorta. *H.* Herz. *V.c.a.* V. cardinalis anterior. *V.s.i.* V. subintestinalis anterior. *V.v.m.* V. vitellina media. *D.C.* D. Cuvieri.

V. cardinales und Stammvene. Später als diese Venen treten die Körpervenen auf. Die V. cardinales posteriores sind zwar als paarige Zellstränge angelegt, verschmelzen aber (Ziegler A. 1887), noch bevor sie hohl werden, zur einheitlichen Stammvene, die sich erst caudal von den Kopfnieren in die beiden hinteren Cardinalvenen gabelt. — Hier bleiben aber die paarigen Anlagen getrennt und zerfallen in den Vornieren in ein Gefäßnetz, aus dem sie wieder als einfache Stämme hervorgehend sich mit den V. cardinales anteriores zu den D. Cuvieri vereinigen, die ihrerseits wieder in die Sinusabteilung des Herzens münden. Während diese Mündung bei den meisten Knochenfischembryonen unmittelbar erfolgt, setzen sich bei Belone, wegen der eigentümlichen Lage, die das Herz in frühen Entwickelungsstadien bei dieser Form einnimmt, indem es infolge der mächtigen Entwickelung des Dotterorganes sein Venenende nach vorne kehrt, die beiden D. Cuvieri[2]) auf den Dottersack fort, um in flachem Bogen das Venen-

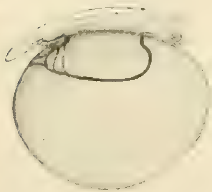
1) Doch kommt gelegentlich bei Salmo salvelinus und fario nur die linke Dottersack vene zur Entwickelung (Hochstetter 1888), während bei Corregonus palea nach Vogt zwar beide Venen angelegt werden, aber die linke frühzeitig wieder schwindet.

2) Wenckebach (A. L. III 4, 1887) hat diese beiden Venen als Randvenen bezeichnet, und auch Ziegenhagen hat diesen Namen für sie gebraucht. Ziegler (1887) hat jedoch bereits das Wesen dieser Gefäße richtig erkannt und sie als D. Cuvieri bezeichnet.

ende des Herzens zu erreichen. Aehnlich liegen auch die Dinge bei Gobius (ZIEGENHAGEN A. 1896) [Fig. 139], nur daß hier die Ductus Cuvieri, da sich auf dem Dottersacke ein Gefäßnetz nicht entwickelt und die V. vitellina media stets das einzige Dottersackgefäß bleibt, in keine Beziehung zur Entwickelung des Dottersack-Gefäßnetzes treten.

Weiterentwickelung der Dottersackcirkulation bei Salmo. Mit der weiteren Ausbildung des Schwanzes verlängert sich die Wurzel der V. subintestinalis caudalwärts und kann bis zur Kloake als V. caudalis bezeichnet werden. — Bei Salmo entwickelt sich dann von der Stelle aus, an welcher die V. subintestinalis auf den Dottersack übergeht, ein Gefäßnetz auf dem letzteren, welches sich an den Randvenen begrenzt, und diese rücken auf dem Dottersack immer weiter vor (Fig. 140, 141), überschreiten seinen Aequator und begrenzen schließlich nur noch ein kleines, ventral vom Kopfe gelegenes, gefäßfreies Feld. — Hierauf bildet sich die rechte Randvene zurück, indem auch in dem früher gefäßfreien Felde Venenbahnen auftreten und die linke Randvene bleibt nunmehr als alleinige abführende Dottersackvene übrig und verlängert sich caudalwärts, indem bestimmte, sich ausweitende Venenreiserchen des Dottersackgefäßnetzes ihre caudale Fortsetzung bilden (ZIEGENHAGEN A. 1896).

Aenderungen in der Abflußbahn der V. subintestinalis und Entwickelung des Pfortadersystems der Leber. Lange bevor jedoch die Ausbildung dieser einfachen abführenden V. vitellina vollendet ist, stellen sich neue Beziehungen der V. subintestinalis her. — Wie ZIEGENHAGEN (A. 1894) gezeigt hat, mündet nämlich ein Ast der A. mesenterica, welcher der Dorsalseite des Darmes folgt, in die V. subintestinalis dort, wo sie auf den Dottersack übergeht, während andere Aeste dieser Arterie zur Leber ziehen,


Fig. 140.

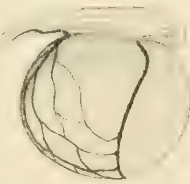

Fig. 141.


Fig. 142.

Fig. 140—142. Entwickelung der Dottersackcirkulation bei der Forelle. (Schema.)

deren Blut von der Leber aus in mehreren Venenreiserchen dem Dottersackgefäßnetz zuströmt. Nun kehrt sich in einem bestimmten Zeitpunkte der Blutstrom in dieser in die V. subintestinalis mündenden Arterie um, und es geht das Blut der V. subintestinalis nicht mehr ausschließlich direkt auf den Dottersack über, sondern strömt auch der Leber zu und gelangt erst durch diese hindurch auf den Dottersack. — Schließlich verliert die V. subintestinalis (Fig. 142) die direkte Verbindung mit dem Dottersackgefäßnetze vollständig und verläuft von der ventralen Seite des Darmes aus, an seiner linken und dorsalen vorbei zur Leber, deren Gefäßnetz sie jetzt das Blut zuführt. Das Gefäßnetz des Dotter-

sackes aber wird nun ausschließlich durch die aus der Leber hervortretenden Venen mit Blut versorgt (Fig. 142).

Verbindung der V. caudalis mit der Stammvene. Während sich die geschilderten Verhältnisse herstellen, tritt auch die Caudalvene in Verbindung mit der Stammvene, deren Wurzel sie nun bildet und verliert ihren Zusammenhang mit der V. subintestinalis. — Darüber, wie bei Salmo mit der Rückbildung die Dottersackvenen schwinden und wie sich dann die V. hepaticae revehentes der fertigen Form entwickeln, ist bis jetzt nichts bekannt geworden.

Wesentlich anders als bei Salmo gestalten sich die Verhältnisse bei allen jenen Knochenfischembryonen, die eine V. vitellina media besitzen und bei denen sich ein Gefäßnetz auf dem Dottersack entwickelt.

Dottersackcirkulation bei Perca. Bei Perca (Ziegler A. 1887) stellen sich ähnliche Verhältnisse der V. subintestinalis zur Leber her wie bei Salmo. — Die V. vitellina media schwindet und das aus der Leber in das nur linkerseits entwickelte Gefäßnetz des Dottersackes strömende Blut sammelt sich in einer Vene, die der linken Randvene von Salmo entspricht.

Dottersackcirkulation bei Belone. Bei Belone entwickelt sich das Gefäßnetz auf dem Dottersacke (Ziegenhagen A. 1896) aus den beiden D. Cuvieri, die in ein Gefäßnetz zerfallen, welches mit der V. vitellina media in Verbindung tritt und den ganzen Dottersack überzieht. — An dieses Netz schließen sich die aus der Leber hervorkommenden Venen an. Die V. subintestinalis scheint jedoch ihre Beziehung zur V. vitellina media beizubehalten.

Bildung des Pfortadersystems bei Gobius. Bei Gobius, bei welchem die Leber an der hinteren Peripherie des Dottersackes gelegen ist (Ziegenhagen A. 1896), senkt sich die V. subintestinalis bei ihrem Uebergang auf den Dottersack in die Leber ein und löst sich später in derselben in ein Gefäßnetz auf, dessen abführende Vene in die V. vitellina media übergeht, die schließlich, nachdem der Dottersack geschwunden ist, zur V. hepatica revehens wird.

V. subintestinalis von Hippocampus und Syngnathus. Bei Hippocampus (Ziegenhagen A. 1896) und Syngnathus (Ziegler A. 1872) steht die V. subintestinalis in gar keiner direkten Beziehung zur Leber, und das aus diesem Organ abströmende Blut wird dem Herzen durch eine kurze V. hepatica revehens zugeführt.

Die Gestaltung des Dottersackkreislaufes ist somit bei den verschiedenen Knochenfischen eine recht verschiedene. Immer aber ist dieser Kreislauf ein rein venöser und zeigt sich dadurch als wesentlich verschieden von dem Dottersackkreislauf der Selachier.

Bezüglich der Umgestaltungen, welche sich bei den Embryonen der Teleostier im Gebiete der Körpervenen vollziehen, sind unsere Kenntnisse noch recht mangelhafte, da wir weder wissen, ob, wie bei den Selachiern und anderen Wirbeltieren, an Stelle der primären Venenbahn des Kopfes eine sekundäre tritt, noch auch Kenntnis davon haben, wie sich das Pfortadersystem der Nieren entwickelt.

Amphibien.

Die Dotterdarmvenen. Auch bei den Amphibien kommen zwei Dottersackvenen zur Entwickelung (Goette A. L. III 7, 1876,

Brachet A. 1898, Choronshitzky 1900). Sie kommen von der ventralen Fläche des Dottersackes her und verlaufen zu beiden Seiten an der Leberausstülpung des Darmes vorbei zum Sinus venosus.

Urodelen.

Entwickelung des Leber-Pfortaderkreislaufes. Bei den Urodelen ist die rechte Vene von vorne herein viel schwächer angelegt als die linke und obliteriert frühzeitig (Choronshitzky A. 1900). So bleibt nur die linke Dotterdarmvene erhalten. — Dieselbe liegt während ihres Verlaufes über den Dottersack ziemlich genau in der Mitte und kann in diesem Abschnitte ihres Verlaufes als ein Homologon der V. subintestinalis der Fische betrachtet werden. – Cranial von der Mündung des Leberganges in den Darm mündet in sie die schon frühzeitig auftretende V. mesenterica. Nun zerfällt in der Folge der cranial von dieser Einmündungsstelle befindliche Abschnitt der Dotterdarmvene zwischen den sich entwickelnden Leberbalken in ein Gefäßnetz, und es entsteht so das Pfortadersystem der Leber. – Die V. mesenterica gewinnt an Mächtigkeit, während die Dotterdarmvene nach dem Schwinden des Dottermaterials zu der an der ventralen Wand des Anfangsabschnittes des Dünndarms verlaufenden kleinen Rusconi'schen Vene wird[1]).

Entwickelung des Leber-Pfortaderkreislaufes der Anuren. Bei den Anuren (Goette A. L. III, 7, 1875) zerfallen beide Dotterdarmvenen innerhalb der Leber in ein Gefäßnetz. Nur ihre proximalsten Abschnitte erhalten sich als V. hepaticae revehentes und verschmelzen erst spät zu einem einheitlichen Gefäßstamm, der als Endabschnitt der V. cava posterior aus der Leber hervorkommt. — Der caudal von der Leber befindliche Teil der rechten Dotterdarmvene geht vollständig verloren, während sich aus dem der Leber zunächst gelegenen Abschnitt der linken die V. portae entwickelt.

Entwickelung des Leberpfortaderkreislaufes bei den Gymnophionen. Nach Brauer (A. 1902) bestehen auch bei Hypogeophis ursprünglich zwei Dotterdarmvenen. — Dieselben verschmelzen vom Sinus venosus aus caudalwärts, bis an das caudale Ende der Leber, zu einem unpaaren Stamme, der rechterseits an der Oberfläche dieses Organes verläuft. — Am caudalen Ende der Leber entstehen aus diesem Stamme zwei secundäre Aeste. — Der eine von diesen tritt in Verbindung mit der rechten hinteren Cardinalvene, während der andere, in die Leber eindringend, cranialwärts verläuft und sich in der Leber verzweigt. — Dieser zweite Stamm bildet die Anlage der Pfortader. — Seine Ausmündung verschiebt sich später caudalwärts bis in die unmittelbare Nachbarschaft der Zusammenflußstelle der beiden Dotterdarmvenen. — Gleichzeitig wird die rechte Dotterdarmvene immer schwächer und schwindet schließlich vollständig.

---

1) Nach Choronshitzky (A. 1900) sollen die beiden Dotterdarmvenen vor ihrer Mündung in den Sinus venosus miteinander verschmelzen und so einen kurzen Ductus venosus bilden, aus dem sich dann das Gefäßnetz der Leber entwickeln würde. Die V. mesenterica soll dabei zunächst in die rechte Dotterdarmvene münden, nach Obliteration derselben aber mit der linken Dotterdarmvene zusammen den Ductus venosus bilden. Verfasser konnte weder bei Triton noch bei Salamandra die Existenz eines solchen D. venosus nachweisen.

— Nun verengert sich der durch die Verschmelzung der beiden Dotterdarmvenen entstandene Venenstamm zwischen den Abgangsstellen der Pfortader und des Verbindungsastes mit der rechten hinteren Cardinalvene und indem so das Blut aus der nunmehr allein erhaltenen linken Dotterdarmvene in die Pfortader ab- und durch diese der Leber zuströmt, kommt es schließlich im Bereiche der verengerten Stelle zu einer vollständigen Obliteration des Dotterdarmvenenstammes, dessen proximaler Abschnitt jetzt als Leberabschnitt der hinteren Hohlvene, nicht nur Blut aus der rechten hinteren Cardinalvene zugeführt erhält, sondern auch die inzwischen entstandenen V. hepaticae revehentes aufnimmt. — So gestaltet sich also nach Brauer (A. 1902) die Entwickelung des Leberpfortaderkreislaufes bei Hypogeophis in wesentlich anderer Weise als bei den übrigen Amphibien.

V. cardinales posteriores. Die V. cardinales posteriores, die in der V. caudalis wurzeln, umscheiden bei den Urodelen den Vornierengang (Hochstetter 1888), während sie bei den Anuren (Goette A. L. III, 7, 1875) an dessen medialer Seite verlaufen. — Ihr Blut durchströmt bei Urodelen und Anuren bevor sie in die D. Cuvieri münden, indem sie zwischen den Vornierenschläuchen in ein lacunäres Gefäßnetz zerfallen, die Vorniere. — Bei den Urodelen erfolgt dann während der weiteren Entwickelung im Gebiete der Urnierenanlage eine Längsteilung der V. cardinales posteriores (Fig. 143), und es werden, indem sich die Urnierenkanälchen entwickeln, die so entstandenen medialen Schenkel der V. cardinales p. gegeneinander gedrängt, bis sie miteinander verschmelzen.

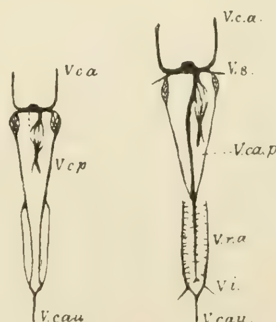


Fig. 143. Verhalten der Cardinalvenen vor dem Auftreten der hinteren Hohlvene bei Salamandra. (Schema.) Buchstabenbezeichnung wie bei den Figuren 127—132.

Fig. 144. Verhalten der Hauptvenenstämme von Salamandra nach dem Auftreten der hinteren Hohlvene. *V.ca.p.* V. cava posterior. *V.r.a.* V. renalis advehens. *V.i.* V. ischiadica.

Entwickelung der V. cava posterior der Urodelen. Indem sich nun der zwischen den beiden Urnieren gelegene mediane Venenstamm mit einem von der V. hepatica revehens durch die Leber und den Hohlvenenabschnitt des rechten Nebengekröses herabwachsenden Venenzweig verbindet, der sich rasch erweitert, entsteht die V. cava posterior, deren Urnierenabschnitt nun seine Verbindung mit der V. caudalis verliert, so daß das Blut aus dieser Vene nunmehr ausschließlich in den lateralen Schenkel der hinteren Cardinalvene gelangt (Fig. 144) und erst von diesem aus durch das Venennetz der Urniere der V. cava posterior zugeführt werden kann. In den nunmehr als V. renalis advehens fungierenden lateralen Schenkel der V. cardinalis p. mündet nun auch außer einer Reihe von Venen der Leibeswand die Hauptvene der Hintergliedmaße. — Die cranial von der Urniere befindlichen Abschnitte der V. cardinales p. persistieren bei Salamandra zeitlebens und stehen dann mit der hinteren Hohlvene am cranialen Ende der Niere in Verbindung.

Entwickelung der hinteren Hohlvene bei den Anuren. Bei den Anuren vollzieht sich nach Goette (A. L. III. 7, 1875) und Shore (1901) die Entwickelung der hinteren Hohlvene in ganz ähnlicher Weise wie bei den Urodelen. — Die Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen nähern sich einander und verschmelzen schließlich bis auf ihre caudalste Strecke miteinander, durch welchen Vorgang der Urnierenabschnitt der hinteren Hohlvene gebildet wird. Vorher schon aber hat sich der selbständig entstehende Abschnitt der hinteren Hohlvene gebildet und mit der rechten hinteren Kardinalvene unmittelbar cranial von der Stelle in Verbindung gesetzt, bis zu welcher die Verschmelzung der Urnierenabschnitte der Cardinalvenen reicht. Dieser selbständig entstehende Abschnitt der Hohlvene soll nach Goette bei Bombinator vom Sinus venosus aus entstehen, und an seine Mündung in den letzteren sollen sich erst später die Lebervenen anschließen. — Nach Shore entwickelt er sich beim Frosch von der linken V. hepatica revehens aus. Er wächst durch die Leber und das rechte Nebengekröse gegen die Urniere herab.

Die Venen der Rumpfwand sollen dann bei Bombinator, nachdem sie vorher direkt in die hinteren Cardinalvenen mündeten, nachdem die Urnierenschläuche entwickelt sind, zwischen diesen in ein Gefäßnetz zerfallen und am lateralen Rande der Urniere durch eine Längsanastomose untereinander in Verbindung treten, in die auch die V. iliaca mündet und die sich caudal in den nicht verschmolzenen Abschnitt der hinteren Cardinalvene fortsetzt. — Nach Shore sollen dagegen beim Frosch die entstehenden Urnierenschläuche die lateralen Teile des Urnierenabschnittes der hinteren Hohlvene gewissermaßen durchwachsen und auf diese Weise zwischen ihnen sinusartige Venenräume entstehen, die am lateralen Rande der Urnieren mit einem Längsvenenkanal, in den auch die V. iliaca einmündet, abschließen, aus dem später die V. renalis advehens hervorgeht. — Mit dem Schwunde der Caudalvene bilden sich schließlich die am cranialen und caudalen Pole der Urnieren noch bestehenden Verbindungen zwischen den am lateralen Rande der Urnieren gelegenen Längsvenen (V. renales advehentes) und der hinteren Hohlvene zurück, und es stellen sich so die definitiven Verhältnisse her.

Die hinteren Cardinalvenen und die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Gymnophionen. — Die hinteren Cardinalvenen erscheinen bei Hypogeophis nach Brauer (A. 1902) zuerst im Gebiete der Vornieren, wo sie dorsal vom Vornierengange verlaufen. — Später verlängern sich diese Gefäße caudalwärts von den Vornieren jederseits in zwei Gefäße, von denen das eine dorsal vom Vornierengange gelegen ist und die Anlage der V. renalis advehens bildet, während das andere, als eigentliche Fortsetzung der hinteren Cardinalvene zu betrachtende, ventral von der Urnierenanlage verläuft.

In der Vorniere zerfallen die hinteren Cardinalvenen nicht, wie dies Semon (A. 1891) für Ichthyophis angegeben hat, in ein Venennetz, sondern sie nehmen aus diesem Organe nur segmental angeordnete Venenzweige auf. — Im Gebiete der Urnierenanlage kommuniziert die Fortsetzung jeder V. cardinalis posterior mit der Anlage der V. renalis advehens ihrer Seite durch quere, segmental angeordnete, den Vornierengang an seiner Dorsalseite umgreifende Anastomosen.

In späteren Entwickelungsstadien verlängern sich dann die hinteren Cardinalvenen bis ins Schwanzgebiet, wo sie in der einfachen V. caudalis wurzeln. — Und noch etwas später treten auch die Anlagen der V. renales advehentes in einiger Entfernung cranial von der Gabelungsstelle der V. caudalis mit ihnen in Verbindung. — In der Folge nähern sich nun im Urnierengebiete die beiden hinteren Cardinalvenen einander und beginnen nahe der Stelle, an welcher die rechte V. cardinalis mit dem Stamme der Dottervenen in Verbindung getreten ist (vgl. p. 124, 125), miteinander zu verschmelzen, wie dies auch SEMON (A. 1891) für Ichthyophis angiebt, und diese Verschmelzung erstreckt sich allmählich immer weiter caudalwärts. — Wie bei den Urodelen löst sich später am caudalen Ende der Urnieren die Verbindung zwischen den V. cardinales posteriores und den V. renales advehentes und das Blut aus der Caudalvene strömt dann nur mehr in die letzteren ab. — Aus den Anastomosen zwischen den V. renales advehentes und den V. cardinales aber entwickelt sich das Venennetz der Urnieren.

Es wurde früher bereits (p. 124) erwähnt, dass sich der Stamm der verschmolzenen Dotterdarmvenen durch einen Venenast mit der rechten hinteren Cardinalvene in Verbindung setzt. Dieser Verbindungsast entspricht nun zweifellos dem selbständig entstehenden Abschnitte der hinteren Hohlvene anderer Formen, während der zwischen den Urnieren gelegene, durch Verschmelzung der hinteren Cardinalvenen entstandene Venenstamm dem Urnierenabschnitte der hinteren Hohlvene der Urodelen und Anuren zu vergleichen ist. — Nun kommt es aber bei Hypogeophis, indem die Leber caudalwärts auswächst, zu einer ganz beträchtlichen Verschiebung der Einmündungsstelle des selbständig entstehenden Abschnittes der hinteren Hohlvene in den Urnierenabschnitt dieses Gefäßes in caudaler Richtung.

Dadurch erscheint dann der Urnierenabschnitt der hinteren Hohlvene über diese Einmündungsstelle hinaus cranialwärts verlängert [1]) und diese craniale Verlängerung setzt sich noch später mit dem cranialen Ende der rechten hinteren Cardinalvene in direkte Verbindung, so dass aus ihr das Blut gegen den rechten D. Cuvieri abströmen kann. — Auf diese Weise entsteht die vordere Nierenvene der Gymnophionen, deren proximale Endstrecke somit aus der proximalen Endstrecke der V. cardinalis posterior dextra entsteht. — Die proximale Endstrecke der linken hinteren Cardinalvene aber verschwindet mit der Rückbildung der Vornieren spurlos.

E n t w i c k e l u n g d e r A b d o m i n a l v e n e. Die Abdominalvene entsteht bei Bombinator (GOETTE A. L. III 7, 1875) ihrer ganzen Länge nach paarig und mündet zuerst in den Sinus venosus, während sie caudalwärts mit den Venen der Hintergliedmaße zusammenhängt und die Harnblasenvenen aufnimmt. — Später verschmelzen ihre Anlagen zwischen Leber und Harnblase zu einem unpaaren Stamme, während gleichzeitig der craniale Abschnitt der rechten Vene zu Grunde geht. In die so unpaar gewordene Abdominalvene senkt sich vor ihrer Mündung eine Herzvene ein. — Noch später bildet sich dann eine Anastomose zwischen ihr und der V. portae aus, und es obliteriert ihr Mündungsstück, so daß nun das Blut der Abdominalvene und der in sie mündenden Herzvene der Pfortader zuströmt.

1) Vorderer Ast der hinteren Hohlvene nach BRAUER.

Bei Salamandra (HOCHSTETTER 1894) ist die Anlage der Abdominalvene nur zwischen Leber und Becken paarig, ventral von der Leber aber unpaar, und dieser unpaare Venenstamm scheint in den linken D. Cuvieri zu münden. — Später verschmelzen auch hier die beiden caudal mit den V. renales advehentes zusammenhängenden Venen, und der so gebildete Venenstamm tritt in Verbindung mit der Pfortader und verliert seine Mündung in den D. Cuvieri.

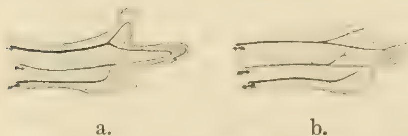
V. lateralis. Schon sehr frühzeitig tritt bei den Embryonen der Urodelen (FIELD, HOCHSTETTER 1893*) im Rumpf und Schwanzgebiet eine Vene auf, die dem R. lateralis n. vagi folgt und die in das Vornierennetz der V. cardinalis p. mündet. Sie erhält sich als dünner Venenstamm (V. lateralis) wenigstens eine Strecke weit auch noch bei der ausgebildeten Form.

V. cardinales anteriores. Die V. cardinales anteriores zeigen bei den Urodelen im Kopfgebiet eine ähnliche Lage, wie die gleichen Venen der Selachier (FIELD A. 1893, HOCHSTETTER 1893*). Bald tritt jedoch wie dort in den vordersten Partieen des Kopfes an Stelle dieser medial von den Hirnnervenwurzeln gelegenen Venenbahn eine lateral von ihnen verlaufende (V. capitis lateralis), die caudal vom Facialisganglion wieder in die ursprüngliche Venenbahn übergeht, die ihrerseits in der Gegend des Ganglion nodosum vagi einen vom Hinterhirn kommenden Venenzweig aufnimmt, um von da an als V. jugularis interna zu persistieren.

Ob bei den Anuren die primäre Venenbahn des Kopfes sich ebenso verhält wie bei den Urodelen, ist noch nicht sichergestellt. In späteren Entwickelungsstadien zeigt die Hauptvenenbahn des Kopfes eine ähnliche Lage wie die V. capitis lateralis der Urodelen. — Als sicher kann es aber jedenfalls gelten, daß das von GOETTE (A. L. III 7, 1875) als V. jugularis communis bezeichnete Gefäß aus dem proximalen Abschnitt der V. cardinalis a. hervorgegangen ist.

V. jugularis inferior. Sowohl bei Urodelen (FIELD A. 1893) als auch bei Anuren kommt es dann noch im Kopfgebiete zur Entwickelung einer anderen paarigen Venenbahn, die GOETTE als V. jugularis inferior bezeichnet und die möglicherweise der V. jugularis impar der Cyclostomen entspricht. — Diese Vene sammelt das Blut aus der Zunge und der Unterkiefergegend und mündet jederseits in das Endstück des D. Cuvieri.

Entwickelung der Extremitätenvenen. Die Extremitätenvenen werden an der vorderen und hinteren Extremität in übereinstimmender Weise angelegt. — Die erste Venenbahn wird von dem abführenden Schenkel der den Extremitätenstummel versorgenden Gefäßschlinge (ALLEN THOMSON A. 1831—33, GOETTE A. L. III 7, 1875), der ulnar resp. fibular gelegen ist, gebildet. — Sobald 2 Zehen gebildet sind, kommt bei Triton zu dieser Nebenbahn noch eine zweite dem radialen resp. tibialen Rande der Extremität folgende Vene hinzu (Fig. 145). Die so gebildeten beiden Venen der vorderen Extremität münden in das Vornierennetz der V.



a. b.

Fig. 145. a Vordere Extremität einer Tritonlarve mit ihren Gefäßen. b Hintere Extremität einer älteren Tritonlarve mit Gefäßen.

cardinalis p., die der hinteren in die V. renalis advehens. — Später verbinden sich die beiden Venen jeder Extremität durch eine Queranastomose in der Gegend des Ellbogen- resp. Kniegelenkes miteinander, und es bildet sich der Oberarmabschnitt der ulnaren und der Oberschenkelabschnitt der tibialen Vene zurück (HOCHSTETTER 1891).

Reptilien.

Den Dotterdarmvenen der Anamnier entsprechen die bei den Reptilien sowie bei allen Amnioten als erste Venenstämme auftretenden V. omphalo-mesentericae. — Bei Lacerta ist die rechte Vene wesentlich schwächer als die linke, während bei Tropidonotus ein umgekehrtes Verhalten nachweisbar ist. Diesen beiden in den Sinus venosus mündenden Venen gesellen sich bald die aus der Vereinigung der vorderen und hinteren Cardinalvenen gebildeten D. Cuvieri und die allen Amnioten eigentümlichen, das Blut aus der Allantois durch die Bauchwand abführenden V. umbilicales zu.

Entstehung der einfachen V. omphalo-mesenterica und des Pfortadersystems der Leber. Bei Lacerta setzen sich bald nach dem Auftreten der dorsalen Pankreasanlage die beiden V. omphalo-mesentericae caudal von dieser Anlage und dorsal vom Darme durch eine quere Anastomose miteinander in Verbindung, und kurze Zeit darauf verschmelzen sie weiter caudal, auch ventral vom Darme miteinander, so daß sie einen Venenring um den Darm bilden (Fig. 146), während gleichzeitig ihre Leberabschnitte in der Leber in ein Venennetz zu zerfallen beginnen.

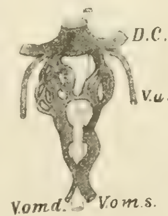


Fig. 146. Bildung des Ringes der V. omphalo-mesentericae um den Darm bei Lacerta. (Schema.) *V.u.* V. umbilicalis, übrige Bezeichnungen wie in den früheren Figuren.

Hierauf schwindet zuerst der rechte Schenkel des Venenringes, und indem die Auflösung der beiden V. omphalo-mesentericae in der Leber weitere Fortschritte macht und vorerst zu einem Zerfall der linken Vene führt, bildet sich nicht nur ihr zwischen Venenring und Lebergefäßnetz gelegenes, sondern auch ihr proximales, in den Sinus venosus mündendes Endstück zurück. Noch etwas später zerfällt dann auch die rechte Vene im Innern der Leber vollständig. — Durch diese Prozesse ist nun eine in zwei vom Dottersack herkommenden Zweigen wurzelnde, einfache V. omphalo-mesenterica gebildet, die in spiralem Verlaufe den Darm umgreift (Fig. 151), dort, wo sie das dorsale Pankreas passiert, die V. mesenterica aufnimmt und an der rechten Seite des Darmes als V. portae in die Leber eindringt. — Die proximale Endstrecke der V. omphalo-mesenterica dextra aber erhält sich als V. hepatica revehens und bildet später das Endstück der V. cava posterior (HOCHSTETTER 1892).

Ganz ähnlich wie bei Lacerta sind die Veränderungen, die sich an den V. omphalo-mesentericae von Anguis fragilis ausbilden (CHORONSHITZKY

A. 1900), und ein Gleiches gilt auch für Tropidonotus, bei welcher Form (HOCHSTETTER 1892) allerdings die V. omphalo-mes. sinistra in ihrem an der Leberanlage vorbeiziehenden Abschnitt schon schwindet, bevor noch der Ring der V. omphalo-mesentericae ventral geschlossen ist und bevor die beiden Venen begonnen haben, sich zwischen den Leberbalken in ein Gefäßnetz aufzulösen.

Die V. cardinales posteriores und die Entwickelung der hinteren Hohlvene. Die V. cardinales p. wurzeln bei den Embryonen von Lacerta am caudalen Ende der Urnieren und verlaufen an der Dorsalseite dieser Organe bis an ihr craniales Ende, welches sie, in mehrere Bahnen zerfallend (Fig. 147), durchziehen, bevor sie in die D. Cuvieri münden. Die V. caudalis gabelt sich, an den Urnieren angelangt, und ihre beiden Aeste folgen den medialen Rändern dieser Organe. Ihr Blut muß somit, um in die hinteren Cardinalvenen zu gelangen, vorerst die Urnieren durchströmen.

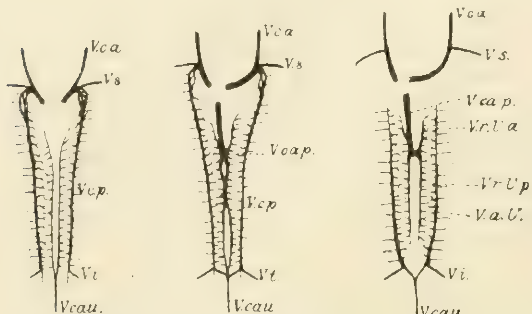


Fig. 147. Fig. 148. Fig. 149.

Fig. 147—149. Die Umwandlungen im Gebiet der V. cardinales und die Bildung der hinteren Hohlvene bei Lacerta. (Schemata.) *V.a.U.* zuführende Urnierenvene. *V.r.U.a.,p.* vordere und hintere rückführende Urnierenvene. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

Nun entwickelt sich von der V. hepatica revehens dextra aus, während die beiden Aeste der Caudalvene zwischen den Urnieren in der Nachbarschaft der Wurzel der A. omphalo-mesenterica, diese umfassend, auf eine kurze Strecke weit miteinander verschmelzen, eine Vene, die, durch das rechte Nebengekröse caudalwärts absteigend, mit dem zwischen den beiden Urnieren gelegenen Venenstamme in Verbindung tritt. — Der letztere verliert dann seine früheren Beziehungen zur Caudalvene, indem sich dieselbe jederseits durch eine Anastomose mit der hinteren Cardinalvene in Verbindung setzt (Fig. 148, 149). — So bildet sich bei Lacerta wie bei den Amphibien die hintere Hohlvene aus drei ihrer Genese nach ganz verschiedenen Abschnitten, die wir als Urnierenabschnitt, selbständig entstandenen und aus der proximalen Endstrecke der V. omphalo-mesenterica hervorgegangenen Abschnitt bezeichnen können. Bei Tropidonotus, wo die Caudalvene mit ihren beiden Aesten von vornherein in die V. cardinales p. übergeht, entsteht auch der zwischen den Urnieren gelegene Teil der hinteren Hohlvene selbständig.

Indem bei Lacerta in der Folge das Mündungsstück der V. cardinales p. schwindet, muß das Blut der Caudalvene und der in die hinteren Kardinalvenen mündenden Venen der hinteren Extremitäten und der Rumpfwand das Venennetz der Urniere passieren (Fig. 149), um in die hintere Hohlvene zu gelangen. Dieses Gefäß hat inzwischen im Gebiete der Urniere sein Verhalten geändert. An Stelle des

früheren unpaaren Venenstammes sind, durch Spaltung aus ihm entstanden, 2 Wurzelstämme getreten, die den medialen Rändern der Urniere anlagern. Der linke von diesen beiden biegt nach Aufnahme einer V. rev. vom cranialen Teile der linken Urniere, unmittelbar caudal von der Wurzel der A. omphalo-mesenterica, unter rechtem Winkel um und vereinigt sich mit dem rechten zum unpaaren Hohlvenenstamm, in den nahe dieser Stelle eine V. revehens, vom cranialen Abschnitte der rechten Urniere kommend, einmündet (Fig. 149). Entsteht dann caudal von der Urniere die Niere, so kommen die V. cardinales p. zum Teil an deren laterale, zum Teil an deren ventrale Fläche zu liegen und geben Zweige an sie ab (Fig. 150), während sich die beiden Wurzelzweige der hinteren Hohlvene, caudalwärts auf die Nieren übergreifend, verlängern und zwischen diesen Organen miteinander verschmelzen (Fig. 150).

Bei Tropidonotus, wo sich die Verhältnisse der hinteren Hohlvene ähnlich gestalten wie bei Lacerta, bleibt jedoch diese Verschmelzung aus.

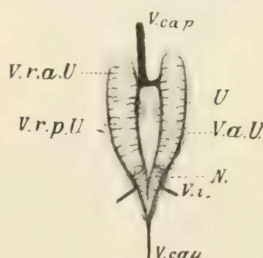


Fig. 150. Verhalten der hinteren Kardinalvenen und der V. cava posterior bei alten Lacertaembryonen. (Schema.) *N.* Niere. *U.* Urniere, übrige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

V. vertebrales posteriores. Infolge der Rückbildung der cranialen Abschnitte der Urnieren, kommt es jederseits, in dem in Betracht kommenden Gebiete, zwischen den segmentalen Venen der Rumpfwand in unmittelbarer Nachbarschaft der Wirbelsäule zur Bildung einer Längsanastomosenkette, die cranial in die V. subclavia mündet und als V. vertebralis posterior bezeichnet wird. Dieselbe tritt rechterseits durch ein oder zwei V. hepaticae advehentes vertebrales mit dem Pfortadernetze der Leber in Verbindung. Auch bei Tropidonotus entwickeln sich in ähnlicher Weise wie bei Lacerta die Vertebralvenen, doch bleiben dieselben nicht als fortlaufende Stämme erhalten, da sich bald zahlreiche Anastomosen zwischen ihnen einer- und der V. portae, den V. gastricae und V. oesophageae andererseits entwickeln, deren Ausbildung den Zerfall der früher kontinuierlichen Venenbahn zur Folge hat.

Die V. umbilicales und die diese Venen betreffenden Umwandlungen. Die ursprünglich gleich starken V. umbilicales münden bei Lacerta zuerst gemeinsam mit den V. omphalo-mes. in den Sinus venosus (Fig. 146). Bald erweitert sich jedoch die rechte Vene, während die linke enger wird und durch einen Ast mit dem Venennetze der Leber in Verbindung tritt. Dieser Ast und ein in seiner Fortsetzung gelegener Venenast der Leber, der in die V. hepatica revehens mündet, erweitern sich nun sehr rasch (Fig. 151), das Mündungsstück der V. umbilicalis sinistra obliteriert und ebenso das in der Leibeswand gelegene Stück der rechten V. umbilicalis, die vorher schon am Nabel mit der linken in Verbindung getreten war und es persistiert nun bis zur Geburt nur mehr die letztere. Dieselbe verschiebt sich später immer mehr medianwärts und kommt schließlich in das ventrale Lebergekröse zu liegen. Inzwischen hat sich innerhalb der Leber in der Fortsetzung der V. portae eine in den Leberabschnitt der V. um-

bilicalis leitende Venenbahn erweitert, so daß nun ein Theil des Pfortaderblutes, ohne das Capillarnetz der Leber passieren zu müssen, direkt in die hintere Hohlvene abströmen kann. Diese direkte Verbindung zwischen Pfortader und Leberabschnitt der Umbilicalvene obliteriert jedoch nach der Geburt ebenso wie die Umbilicalvene selbst.

Bei der Natter vollziehen sich die Umwandlungen im Gebiet der V. umbilicales in ganz ähnlicher Weise wie bei Lacerta, nur kommt bei dieser Form eine direkte Verbindung zwischen V. portae und dem Leberabschnitte der V. umbilicalis nie zur Entwickelung.

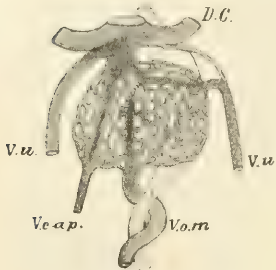


Fig. 151. Verbindung der V. umbilicalis sinistra mit der V. hepatica revehens bei Lacerta. (Schema.) Bezeichnungen wie bei Fig. 146 und 149.

Entwickelung der Abdominalvene. Die V. abdominalis von Lacerta entsteht aus zwei in der Bauchwand verlaufenden Venenzweigen, die einerseits in der Beckengegend mit den V. cardinales p. zusammenhängen, andererseits caudal vom Nabel in die V. umbilicalis münden. Diese beiden Venenzweige verschmelzen später in der Mittellinie miteinander und treten durch einen das ventrale Gekröse passierenden Zweig mit der Pfortader in Verbindung, worauf ihre Mündung in die V. umbilicalis zu bestehen aufhört. Auch eine Anzahl anderer Venen, die dem Gebiete der Bauchwand, ventral von der Leber angehören und ursprünglich in die V. umbilicalis münden, geben ihre Beziehungen zu dieser auf, nachdem sie mit dem Pfortadernetze der Leber in Verbindung getreten sind. Bei den Cheloniern und Krokodiliern perstistiert die V. abdominalis als paariges Gefäß [1]).

Seitenrumpfvene. Auch eine der Seitenvene der Urodelen vergleichbare Venenbahn kommt bei Lacerta zur Ausbildung. Sie erstreckt sich fast über die ganze Länge des Rumpfes, zwischen den Muskelsegmenten verlaufende Venenzweigchen aufnehmend. Caudal hängt diese Seitenrumpfvene mit den Wurzeln der Abdominalvene zusammen und mündet cranial in die Zusammenflußstelle der V. cardinalis anterior und posterior.

Die V. cardinales anteriores und die V. capitis laterales. Im Kopfgebiet zeigen auch bei den Reptilien die V. cardinales anteriores ursprünglich dieselben Lagebeziehungen wie bei den Selachiern und Amphibien. Doch auch hier werden sie bald entweder teilweise (Lacerta) oder vollständig (Tropidonotus) durch neuentstehende, an der lateralen Seite des Gehörbläschens und der Hirnnervenwurzeln und Ganglien verlaufende Venenbahnen, die wir V. capitis laterales nennen, ersetzt (GROSSER und BREZINA 1895). Diese Venen entstehen jedoch nicht ihrer ganzen Länge nach auf einmal, sondern in Teilstücken nach und nach. Ihr erstes Teilstück bildet sich bei

---

1) Früher glaubte man, daß die V. abdominalis direkt aus der V. umbilicalis entstehe, doch hat RATHKE (A. L. III, 8, 1866) bereits gezeigt, daß bei den Embryonen der Krokodile die V. abdominales neben der V. umbilicalis bestehen.

Tropidonotus lateral vom N. facialis und dem Labyrinthbläschen, indem um diese Gebilde herum eine Veneninsel entsteht, deren medialer Schenkel zu Grunde geht, dann bildet sich in ähnlicher Weise ihr zweites Teilstück an der Seite des N. glossopharyngeus und ihr drittes an der Seite des N. vagus. Inzwischen haben sich die Wurzelzweige der V. cardinalis a., die V. orbitalis inferior und die V. cerebralis anterior, welch letztere in der Gegend der Epiphysis beginnt, beträchtlich erweitert und es sind noch zwei weitere Wurzelgefäße, die V. cerebri media und die V. cerebri posterior hinzugekommen. Die erstere kommt von der Decke des Hinterhirns herab und mündet caudal vom Trigeminus (Fig. 152), die letztere entspringt an der Decke des Nachhirns und mündet caudal vom Vagus.

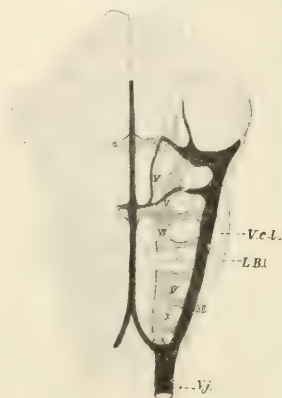


Fig. 152. Entwickelung der Venenbahnen des Kopfes von Tropidonotus. (Schema.) Die in den definitiven Zustand übergehenden Venen sind dunkel gehalten (nach Grosser und Brezina). *V.c.l.* V. capitis lateralis. *V.j.* Vena jugularis. *V.* N. trigeminus. *VII.* N. facialis. *IX.* N. glossopharyngeus. *X.* N. Vagus. *L.Bl.* Labyrinthbläschen.

Noch später endlich entstehen die Teilstücke der V. capitis lateralis an der Seite des 2. und 3. Trigeminusastes und des N. hypoglossus. Inzwischen entwickelt sich an der Dorsalseite des Gehirns ein medianer Längsvenenstamm, der die Wurzeln der drei Hirnvenenpaare miteinander verbindet (Fig. 152) und an dem 3 Abschnitte als V. mediana prosencephali, mesencephali und epencephali unterschieden werden können. Hierauf verbindet sich die V. cerebri media durch zwei neuentstehende Venenbahnen einerseits mit der V. cerebri anterior, andererseits mit der V. capitis lateralis (Fig. 152). Die letztere Venenbahn (V. cerebri media secundaria), welche den Schädel mit dem Trigeminus verläßt, bildet längere Zeit hindurch die Hauptabflußbahn für das venöse Blut des Gehirns.

Der definitive Zustand wird schließlich in der Weise hergestellt, daß die V. cerebri anterior in ihrem dorsal von der Einmündung der Anastomose mit der V. cerebri media (Fig. 152) befindlichen Abschnitte schwindet, daß ferner die V. cerebri media secundaria in ihren mittleren Abschnitten schwächer wird und die V. cerebri posterior die den Schädel durch das Hinterhauptsloch verläßt, sich bedeutend verstärkt. Während so bei Tropidonotus der Kopfabschnitt der V. cardinalis anterior vollständig schwindet und an seine Stelle die V. capitis lateralis tritt, erhält sich der Halsabschnitt der V. cardinalis a. als V. jugularis interna. In ihn mündet in späteren Entwickelungsstadien ein Venenstamm, dessen zwei Aeste aus dem Ober- und Unterkiefer ihr Blut beziehen.

Bei Lacerta vollziehen sich die Umwandlungen im Gebiete der Venenstämme des Kopfes in ähnlicher Weise wie bei Tropidonotus. Nur unterbleibt die Bildung der V. capitis lateralis im Gebiete des 2. und 3. Trigeminusastes, so daß also hier auch im Kopfgebiete ein Stück der V. cardinalis a. persistiert (Fig. 153). Außerdem kommt

es nicht nur zur Rückbildung der V. cerebri anterior, sondern auch zur vollständigen Obliteration der V. cerebri media, so daß schließlich die V. cerebri posterior als einzige das Blut vom Gehirn ableitende Venenbahn übrig bleibt. Im Halsgebiete persistiert auch bei Lacerta die V. cardinalis a. als V. jugularis interna. Neben ihr, in ihren proximalen Abschnitt mündend, entwickelt sich auf beiden Seiten eine Vene, die, das Blut aus der Zunge, dem Kehlkopfe und der Gl. thyreoidea sammelt und an der Seite der Trachea herabläuft (V. trachealis). Später obliteriert die linke V. trachealis, nachdem sich vorher zwischen ihr und der rechten eine dorsal von der Trachea unter der Pharynxschleimhaut gelegene Anastomose gebildet hat, die nun das Blut aus den Wurzeln der linken Vene der rechten zuleitet.

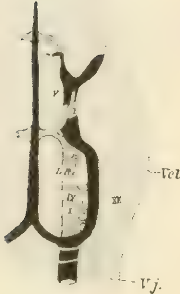


Fig. 153. Entwickelung der Venen des Kopfgebietes von Lacerta. (Schema.) (Nach GROSSER und BREZINA.) Bezeichnungen wie bei Fig. 152.

Bei Testudo räumt, wie die Untersuchung der ausgebildeten Form lehrt, die V. cardinalis anterior auch im Halsgebiete einer oberflächlich gelegenen Venenbahn das Feld (GROSSER und BREZINA 1895).

Entwickelung der Extremitätenvenen bei Lacerta. In ganz frühen Entwickelungsstadien sollen bei Lacerta nach C. K. HOFMANN (A. L. III, 8, 1890) segmental angeordnete, zwischen je 2 Muskelknospen aus der Extremitätenanlage in den Rumpf übergehende Venenzweigchen bestehen. Später, wenn die Extremität stummelförmig erscheint und sich ihr terminales Endstück zu differenzieren beginnt, finden sich sowohl an der vorderen, als an der hinteren Extremität 2 Venenbahnen, die dem radialen resp. tibialen und dem ulnaren resp. fibularen Rande der Extremität folgen und sich entlang dem Rande des terminalen Endgliedes der Extremität miteinander verbinden (Fig. 154, 155). Wir nennen diese Venen radiale resp. tibiale und ulnare resp. fibulare Randvene der Extremität.



Fig. 154.



Fig. 155.

Fig. 154. Vordere Extremität eines Lacertaembryo mit axialer Arterie und Randvenen. *S.R.V.* Seitenrumpfvene.

Fig. 155. Hintere Extremität eines Lacertaembryo mit axialer Arterie und Randvenen.

Die radiale und ulnare Randvene mündet in die Seitenrumpfvene, deren proximales Endstück somit als V. subclavia zu bezeichnen ist. Die fibulare Randvene bildet eine Zeit lang die Wurzel der hinteren Kardinalvene (Fig. 147 *V.i.*), während die tibiale Randvene in den früher (p. 132) als Abdominalvenenanlage beschriebenen Zweig der V. umbilicalis mündet. Bald schwindet jedoch der Oberarmabschnitt der radialen und der Oberschenkelabschnitt der tibialen Randvene,

nachdem diese Venen an der Dorsalseite der Extremität proximal vom Ellbogengelenke und über dem Kniegelenke mit der ulnaren resp. fibularen Randvene in Verbindung getreten sind. Inzwischen sind die Anlagen des Zehenskelettes aufgetreten und haben durch ihr Vorwachsen die Strombahn in der Randvene der Hand und des Fußes unterbrochen. Aus den Teilstücken derselben entstehen die Digitalvenen, die ihr Blut in neuentwickelte Venenbahnen des Hand- und Fußrückens, sowie der Palma und Planta abströmen lassen. Diese neugebildeten Venen schließen sich an der vorderen Extremität an die radiale Randvene des Vorderarmes an, während sie an den Hintergliedmaßen in der Kniegelenksgegend in die fibulare Randvene einmünden. Später nehmen dann die Hand- und Fußrückenvenen an Mächtigkeit zu, während die palmaren und plantaren Venen der Rückbildung anheimfallen. An der vorderen Extremität geht die ulnare Randvene ihrer ganzen Länge nach in den definitiven Zustand über, während an der Hintergliedmaße nur der Oberschenkelabschnitt der fibularen Randvene als V. ischiadica erhalten bleibt, nachdem die beiden Randvenen im Gebiete des Unterschenkels, infolge der mächtigen Ausbildung der über die Dorsalseite dieses Gliedmaßenabschnittes verlaufenden sekundär gebildeten Venenbahn vollständig zurückgebildet wurden (Hochstetter 1891).

Vögel.

Die V. omphalo-mesentericae und die an ihnen sich abspielenden Veränderungen. Die V. omphalo-mesentericae des Hühnchens unterscheiden sich bezüglich der an ihnen sich abspielenden Entwickelungsvorgänge dadurch von denen der Reptilien, daß sie caudalwärts, vom Sinus venosus an bis über die Darmmündung des cranialen Leberganges hinaus, ventral vom Darme miteinander zu einem gemeinschaftlichen Stamme, dem sogenannten Ductus venosus, verschmelzen. Im übrigen vollziehen sich aber an den beiden Venen ungefähr dieselben Veränderungen wie bei den Reptilien. Sie verbinden sich zuerst caudal von der dorsalen Pankreasanlage, dorsal vom Darme durch eine quere Anastomose miteinander und es obliteriert, während gleichzeitig Leberbalken den Ductus venosus umwachsen und von ihm aus zwischen ihnen ein Venennetz entsteht, der linke Schenkel dieses so entstandenen ersten, den Darm umfassenden Venenringes. Hierauf verschmelzen die beiden V. omphalo-mesentericae auch ventral vom Darm, dort, wo sie vom Dottersack kommend, an ihn herantreten, miteinander, und es entsteht so ein ein zweiter Venenring um den Darm, der aber, indem sein rechter Schenkel obliteriert, auch wieder bald zu bestehen aufhört. So bildet sich also wie bei Lacerta aus den paarigen V. omphalo-mesentericae ein unpaarer, den Darm spiralig umgreifender Venenstamm, der in der Nabelgegend, wo sich die beiden V. omphalo-mesentericae vereinigen, beginnt (Fig. 156) und an den sich später in der Pankreasgegend die V. mesenterica anschließt. Er findet im Ductus venosus seine Fortsetzung durch die Leber hindurch (Hochstetter 1888*, Choroshitzky A. 1900). Derselbe verhält sich verhältnismäßig lange Zeit als weites, die Leber durchsetzendes Gefäßrohr (Fig. 156) und geht erst spät im Venennetze dieses Organes unter.

Die V. umbilicales münden zuerst jederseits in den D. Cuvieri[1]. Später tritt die V. umbilicalis sinistra, wie bei Lacerta, mit dem Venennetze der Leber und eine Bahn desselben erweiternd, mit einem Aste des D. venosus, der späteren linken Lebervene, in Verbindung und verliert hierauf ihre Mündung in den D. Cuvieri (Fig. 156). Noch etwas später geht dann auch die rechte V. umbilicalis und zwar vollständig zu Grunde (HOCHSTETTER 1888*). Die nunmehr allein übrige linke Umbilicalvene persistiert jedoch nicht nur bis zur Geburt, sondern erhält sich auch nach derselben noch als eine schwache, in der Bauchwand wurzelnde Vene.



Fig. 156.

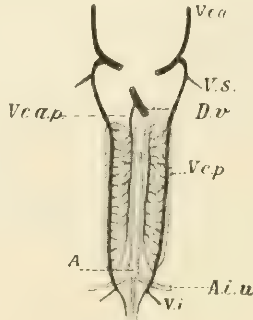


Fig. 157.

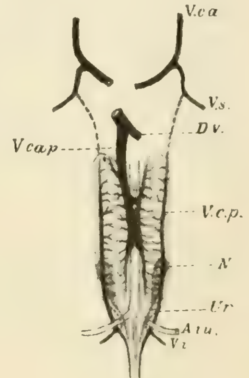


Fig. 158.

Fig. 156. Verhältnisse der zur Leber in Beziehung stehenden Venenbahnen eines Hühnerembryo von ca. 110 Stunden. (Schema.) Die zu Grunde gegangenen Abschnitte der V. omphalo-mesentericae und der V. umbilicales sind punktiert dargestellt. Buchstabenbezeichnungen wie bei Fig. 146.

Fig. 157. Verhalten der hinteren Kardinalvenen und der ersten Anlage der hinteren Hohlvene beim Hühnchen. (Schema.) *V.c.a.* V. cardinalis anterior. *V.c.p.* V. cardinalis posterior. *V.s.* subclavia. *D.v.* Ductus venosus. *V.i.* V. ischiadica. *A.* Aorta. *A.i.u.* Wurzelstamm von A. ischiadica und A. umbilicalis. *V.ca.p.* V. cava posterior.

Fig. 158. Verhalten der hinteren Hohlvene und der V. cardinales p. des Hühnchens, nachdem das Pfortadersystem der Urniere gebildet ist. (Schema.) *N.* Niere. *Ur.* Ureter, übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 40.

Die V. cardinales posteriores und die Entwickelung der hinteren Hohlvene. Die hinteren Kardinalvenen wurzeln beim Hühnchen im Schwanze und verlaufen an der Dorsalseite der Urniere, dorsal vom Urnierengange kopfwärts. Sie beziehen ihr Blut aus den Caudalvenen, den V. ischiadicae, den segmentalen Venen der Rumpfwand, den Venen der Urniere und aus den Venen der Vordergliedmaßen, welch letztere nahe der Stelle, wo sich die V. cardinales posteriores mit den V. cardinales anteriores zur Bildung der D. Cuvieri vereinigen, in die ersteren einmünden. Mit dem Auftreten der hinteren Hohlvene ändern sich jedoch diese Verhältnisse. Dieses Gefäß entsteht von dem proximalen Abschnitte des D. venosus aus (Fig. 156) und wächst durch das rechte Nebengekröse an die mediale Seite der rechten Urniere herab und dieser entlang eine Strecke weit caudalwärts. Gleichzeitig entsteht auch an der medialen Seite der linken Urniere eine schwache Längs-

1) Die Details der Mündungsweise der V. umbilicales in die D. Cuvieri, sowie der Vorgänge, welche der Obliteration der rechten V. umbilicalis vorhergehen, hat neuerdings BROUHA C. 1898 ausführlich geschildert.

venenbahn unabhängig von der Hohlvene (Fig. 157); dieselbe verschmilzt jedoch sehr bald auf eine Strecke weit mit der ihr gegenüberliegenden Fortsetzung der hinteren Hohlvene (Fig. 158), und es kann nun die Hauptmasse des Blutes der beiden Urnieren durch die hintere Hohlvene abströmen. Weiterhin obliterieren dann die zwischen den cranialen Polen der Urnieren und den Mündungen der V. subclaviae befindlichen Abschnitte der V. cardinales p., was zur Folge hat, daß jetzt alles Blut aus den caudal von den Obliterationsstellen gelegenen Abschnitten des Körpers das Venennetz der Urnieren passieren muß, um in die hintere Hohlvene zu gelangen. Das heißt, es hat sich, ähnlich wie bei den Embryonen der Reptilien, ein Pfortaderkreislauf der Urnieren entwickelt (Fig. 158). Während aber früher die V. cardinalis p. an der ventralen Seite des gemeinsamen Wurzelstammes von A. ischiadica und A. umbilicalis vorbeizieht[1]), hat ihre Strombahn jetzt unter Vermittelung einer Inselbildung eine Verlagerung auf die Dorsalseite dieses Arterienstammes erfahren.

Weitere Veränderungen werden dann zum Teil durch die Entwickelung der bleibenden Niere bedingt. Dieses Organ schiebt sich zuerst an der medialen Seite der V. cardinalis p., in die jetzt auch die V. iliaca externa s. femoralis mündet, vor und kommt schließlich weiter cranial an deren Dorsalseite zu liegen. Später umwächst sie dann dieses Gefäß streckenweise, nachdem sich gleichzeitig in ihrem cranialen Abschnitte eine in die V. cardinalis mündende Venenbahn (Fig. 159) entwickelt hat. Inzwischen hat sich das zwischen den beiden Urnieren gelegene unpaare Stück der hinteren Hohlvene so sehr verkürzt und verbreitert, daß es als ein die V. revehentes der Urnieren vereinigender, querer Gefäßstamm erscheint, aus dem die unpaare hintere Hohlvene hervorgeht (Fig. 159). Wenn nun die bleibenden Nieren eine bestimmte Größe erlangt haben, greifen die als V. revehentes posteriores der Urniere zu bezeichnenden Wurzelsäste der hinteren Hohlvene auch auf die ventrale Fläche der Nieren über und können so das diesen Organen durch die hinteren Kardinalvenen zugeführte Blut gegen die hintere Hohlvene ableiten. So durchströmt also ein Teil des Blutes der hinteren Kardinalvenen auch beim Hühnchen eine Zeit lang die bleibende Niere pfortadermäßig, ein Zustand, der bekanntermaßen bei den Reptilien zeitlebens persistiert.

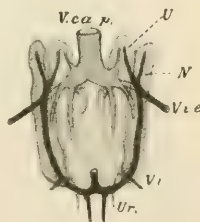


Fig. 159. Venenverhältnisse der Nieren und Urnieren bei älteren Hühnerembryonen. (Schema.) *V.i.e.* V. iliaca externa, übrige Bezeichnungen wie in Fig. 158.

Schließlich tritt dann aber die als V. renalis advehens fungierende V. cardinalis p. in der Gegend, wo sie die V. iliaca externa aufnimmt, mit dem als V. renalis revehens fungierenden Wurzelaste der hinteren Hohlvene durch eine weite Anastomose in direkte Verbindung und es stellen sich so die Verhältnisse der ausgebildeten Form her, bei welcher ein Pfortadersystem der Niere nicht mehr besteht. — Mit dem Schwinden der Urniere werden die rückführenden Venen dieses Organs immer schwächer und es persistieren schließlich nur die hinteren, als Venen der Geschlechtsdrüsen. — Schon zu der Zeit aber, in welcher sich das Pfort-

1) Bei den Reptilien behält der erhalten gebliebene Rest der V. cardinalis p. diese ventrale Lage zeitlebens bei.

adersystem der bleibenden Nieren zu bilden beginnt, verbinden sich die beiden hinteren Kardinalvenen durch eine kurze Queranastomose miteinander und von dieser aus (Fig. 159) bildet sich dann jene für die Vögel charakteristische, die Wurzel der V. mesenterica bildende Venenbahn aus, die das System der hinteren Hohlvene mit dem System der Pfortader in Verbindung setzt (HOCHSTETTER 1888* und 1893*).

V. cardinales anteriores und V. capitis lateralis. Das Schicksal des Kopfabschnittes der vorderen Kardinalvenen scheint nach den Angaben KASTSCHENKO's (1887) ein ähnliches zu sein wie bei den Reptilien. — Die medial von den Hirnvenenwurzeln und dem Labyrinthbläschen gelegene V. cardinalis anterior schwindet, während an ihre Stelle eine seitlich von diesen Gebilden, der V. capitis lateralis der Reptilien entsprechende Venenbahn tritt[1]). — Die Halsabschnitte der V. cardinales anteriores persistieren jedoch als V. jugulares internae, ebenso wie sich die beiden D. Cuvieri als V. cavae anteriores erhalten.

Entwickelung der Extremitätenvenen. Die Venen der Extremitätenstummel zeigen beim Hühnchen zuerst dieselbe Anordnung und ähnliche Mündungsverhältnisse wie bei den Embryonen von Lacerta. — An der vorderen Extremität ist es dann die ulnare Randvene des Vorder- und Oberarmes, die erhalten bleibt, während zuerst die radiale Randvene und später mit dem Vorwachsen der Knorpelstrahlen der Finger auch die Randvene der Hand zurückgebildet wird. — Dabei spielt eine an der Wurzel der Extremität in die ulnare Randvene mündende, über die Dorsalseite des Ober- und Vorderarms distalwärts vorwachsende Venenbahn (Fig. 160) eine vermittelnde Rolle, indem sie das Blut aus den Venen der Interdigitalräume vorübergehend ableitet. — Indem nämlich später die Venen des Handrückens Anschluß an die ulnare Randvene finden, bildet sich diese Venenbahn bis auf ihre proximalste Endstrecke wieder zurück. — Mit der ulnaren Randvene vereinigt sich schon frühzeitig eine der Seitenrumpfvene von Lacerta (Fig. 160) entsprechende Venenbahn, um mit ihr den Stamm der V. subclavia zu bilden. — Diese Seitenrumpfvene zeigt während einer bestimmten Entwickelungsperiode eine sehr mächtige Entwickelung (vergl. weiter unten), wird aber später wieder viel schwächer.



Fig. 160. Extremitätenvenen eines Hühnerembryo von 144 Stunden.

An der hinteren Extremität erhält sich keine von den primären Venenbahnen. — Zuerst schwindet nämlich die tibiale Randvene, während die fibulare an Mächtigkeit zunimmt und als V. ischiadica in die V. cardinalis mündet. — Dann entwickelt sich von der Wurzel der Extremität aus eine sekundäre Venenbahn, die über die Dorsalseite des Ober- und Unterschenkels gegen den Fußrücken vorwächst (Fig. 160) und nach dem Zugrundegehen der Randvene des Fußes die

1) Detaillierte Angaben darüber, wie sich bei Vögeln die definitiven Verhältnisse des Venensystems des Kopfes herstellen, stehen jedoch vorläufig noch aus.

Venen der Interdigitalräume und schließlich, nachdem auch die fibulare Randvene bis auf einen kleinen proximalen Rest verschwunden ist, fast das ganze Blut der Hintergliedmaße ableitet. - Diese Vene mündet zuerst in die Umbilicalvene. — Später ergießt sie sich in die V. cardinalis posterior und noch später verbindet sie sich mit der Seitenrumpfvene, die nun eine Zeit lang das ganze Blut der hinteren Extremität in die V. subclavia abführt. — Schließlich greift aber die aus der V. cardinalis p. hervorwachsende V. femoralis auf immer weiter distal gelegene Partien der hinteren Extremität über und wird so zur definitiven Hauptvenenbahn derselben, während die andere Venenbahn, die also auch nur eine vorübergehende Rolle spielt, zu Grunde geht (HOCHSTETTER 1891).

Säuger.

Die Anlage der großen Venenstämme der Säuger ist anfänglich, auch was ihre Kaliberverhältnisse anbelangt, eine vollkommen symmetrische und ihr Verhalten zum Sinus venosus ist dem für junge Lacertaembryonen geschilderten überaus ähnlich (Fig. 161). — Dieser symmetrische Zustand des Venensystems wird jedoch bald gestört, indem sich schon frühzeitig an den V. omphalo-mesentericae und den V. umbilicales ähnliche Umwandlungen vollziehen, wie sie für die gleichen Venen der Sauropsiden beschrieben wurden.

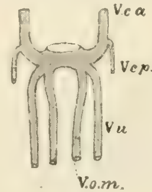


Fig. 161. Verhalten der großen Venenstämme zum Sinus venosus bei jungen Säugerembryonen. (Schema.) *V.c.a.* V. cardinalis anterior. *V.c.p.* V. cardinalis posterior. *V.o.m.* V. omphalo-mesenterica. *V.u.* V. umbilicalis.

Umwandlungen im Gebiete der V. omphalo-mesentericae. Zuerst verbinden sich die V. omphalo-mesentericae caudal von der dorsalen Pankreasanlage, dorsal vom Darme durch eine kurze Queranastomose miteinander, dann verschmelzen sie weiter caudal, ventral vom Darme (Fig. 162) und treten schließlich in der Leber selbst, unmittelbar cranial von der Darmmündung des Leberganges, noch einmal ventral vom Darme durch eine Queranastomose in Verbindung. — Auf diese Weise entstehen 2 Venenringe um den Darm, die HIS (A. L. III, 11, 1885) zuerst für menschliche Embryonen beschrieben hat. — Indem nun, wie ebenfalls HIS zuerst gezeigt hat, der rechte Schenkel des caudalen und der linke Schenkel des cranialen Venenringes schwindet, entsteht (Fig. 163) der aus zwei ventral vom Darme zusammenfließenden Wurzelzweigen gebildete, den Darm in spiraligem Verlaufe umgreifende einfache Stamm der V. omphalo-mesenterica. — An denselben schließt sich später in der Gegend des Pankreas die V. mesenterica und die V. gasterolienalis an und von hier aus kann er dann als V. portae bezeichnet werden.

Während sich jedoch die Venenringe der V. omphalo-mesentericae bilden, beginnen diese Venen innerhalb der Leber in ein Gefäßnetz zu zerfallen und es bilden sich, nachdem auch die V. umbilicales mit diesem Gefäßnetz in Verbindung getreten sind, bei den verschiedenen Säugern in nicht völlig übereinstimmender Weise schließlich Verhältnisse heraus, die von den bei den Sauropsiden gefundenen recht erheblich abweichen.

Bildung des Ductus venosus Aranzii. Bei Kaninchenembryonen entwickelt sich, noch bevor die den cranialen Venenring abschließende Querverbindung zwischen den beiden V. omphalo-mesentericae gebildet ist, innerhalb der Leber eine Venenbahn, die von der V. omphalo-mesenterica sinistra dort ausgeht, wo diese in die Leber eindringt und sich mit den V. omphalo-mesenterica dextra dort vereinigt, wo sie in den Sinus venosus mündet (Fig. 162). — Diese Venenbahn bildet die Anlage des D. venosus Aranzii. – Beim Menschen entsteht sie nach HIS (A. L. III, 11, 1885) erst, nachdem auch der craniale Venenring um den Darm bereits geschlossen ist, von ihm aus.

Veränderungen im Gebiet der V. umbilicales. Die beträchtliche Ausweitung, welche der D. venosus nun in der Folge erfährt, hängt mit den Veränderungen zusammen, die das System der V. umbilicales erleidet. — Dieselben beginnen damit, daß die V. umbilicalis dextra vorübergehend bedeutend mächtiger wird als die sinistra, und daß sich die letztere mit dem Venennetz der Leber durch einen rasch sich ausweitenden Zweig in Verbindung setzt (Fig. 162), der sehr bald mit der V. omphalo-mesenterica dort kommuniziert, wo aus ihr der D. venosus Aranzii hervorgeht, sodaß der letztere nunmehr als Fortsetzung der V. umbilicalis durch die Leber hindurch erscheint. — Und nun bildet sich auch durch Erweiterung einer schon früher vorhandenen, aber sehr schwachen Venenbahn, die den cranialen Venenring abschließende Querverbindung zwischen den beiden V. omphalo-mesentericae aus (HOCHSTETTER 1893). — Beim Menschen hingegen verbindet sich nach HIS die V. umbilicalis sinistra mit dem schon fertig gebildeten cranialen Venenring.

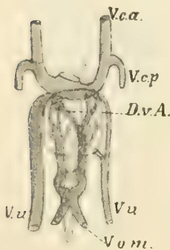


Fig. 162. Verhalten der V. omphalo-mesentericae und V. umbilicales zu Darm und Leber bei einem Kaninchenembryo vom Beginne des 12. Tages. (Schema.) *D.v.A.* Ductus venosus Aranzii. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 44.

Das Placentarblut kann nun durch die V. umbilicalis sinistra und den D. venosus Aranzii direkt gegen den Sinus venosus zu abströmen. — Infolgedessen verengert sich die Endstrecke der V. umbilicalis sinistra und obliteriert zum Teil, während ihr ursprüngliches Mündungsstück, von Leberschläuchen umwachsen, zu einer unbedeutenden V. hepatica revehens umgewandelt wird (BORN 1889). — Aber auch die V. umbilicalis dextra setzt sich mit dem Lebervenennetze in Verbindung. — Doch erlangt diese Verbindung keine bleibende Bedeutung, da die V. umbilicalis dextra, weil das Placentarblut anscheinend günstigere Abflußbedingungen durch die V. umbilicalis sinistra und den D. venosus Aranzii findet, rasch schwächer wird und schließlich bis auf ihr Mündungsstück, welches ebenfalls in eine V. hepatica revehens umgewandelt wird, vollkommen zu Grunde geht. — Während sich aber die eben geschilderten Umwandlungen im Gebiet der V. umbilicalis vollzogen haben, sind bei Kaninchenembryonen[1]) die V. omphalo-mesentericae in der Leber vollständig in ein Gefäßnetz aufgelöst worden und nur ihre Endstrecken sind als V. hepatica revehens

1) Nach HIS erfolgt dieser Zerfall beim Menschen, noch bevor der D. venosus Aranzii gebildet ist.

dextra und sinistra erhalten geblieben. — Aber auch die letztere verliert bald ihre direkte Mündung in den Sinus venosus, indem sie eine neue Abflußbahn in das proximale Endstück des D. venosus Aranzii gewinnt, und so gelangt nun alles die Leberblutbahnen durchströmende Blut auf dem Wege einer mächtigen Venenbahn, die wir V. hepatica revehens communis nennen (Fig. 163), in den Sinus venosus.

Verhältnisse des Lebervenensystems in späteren Embryonalstadien. Jetzt haben die Venen der Leber (wenn wir von der Entwickelung der hinteren Hohlvene absehen) jenen Zustand erreicht, der bis zur Geburt persistiert. — Die V. portae (Fig. 163) teilt sich, an der Leber angelangt, in einen rechten schwächeren und einen linken stärkeren Ast. — Der erstere ist aus der V. omphalomesenterica dextra entstanden und fungiert als V. hepatica advehens, der letztere, aus dem cranialen Schenkel des cranialen Venenringes hervorgegangen, verbindet die V. portae mit dem Leberabschnitt der V. umbilicalis.

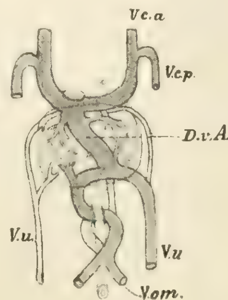


Fig. 163. Schema der Entwickelung des Lebervenensystems der Säuger. Die zu Grunde gegangenen Abschnitte der V. omphalo-mesentericae und V. umbilicales sind licht gehalten. Bezeichnungen wie in Fig. 44 und 45.

Veränderungen nach der Geburt. Nach der Geburt obliteriert sowohl der Ductus venosus Aranzii als auch die V. umbilicalis bis an jene Stelle heran, wo aus ihr eine Anzahl von V. hepaticae advehentes, die beim Menschen für den Lobus sinister und quadratus der Leber bestimmt sind, entspringen, und es wird dann die Verbindung zwischen V. portae und V. umbilicalis, nebst dem kleinen zwischen Lgt. venosum (obliteriertem D. venosus Aranzii) und dem Lgt. teres hepatis (obliterierter V. umbilicalis) befindlichen, wegsam bleibenden Teil des Leberabschnittes der V. umbilicalis zum linken Aste der Pfortader, welches Gefäß somit nach der Geburt die Blutversorgung jener Leberteile übernimmt, die früher durch die V. umbilicalis Placentarblut zugeführt erhielten [1]).

Bei Echidna scheint die Nabelvene nicht zu obliterieren, vielmehr scheint sie sich hier mit Harnblasenvenen in Verbindung zu setzen und zeitlebens als jenes Gefäß zu persistieren, das Beddard als V. abdominalis bezeichnet hat.

V. cardinales posteriores und die Entwickelung der hinteren Hohlvene. Die V. cardinales posteriores zeigen bei Säugerembryonen im allgemeinen einen ganz ähnlichen Verlauf und ähnliche Lagebeziehungen zur Urniere wie bei den Sauropsiden. Auch ist bei jungen Embryonen von Echidna das Verhalten dieser Venen zu den gemeinsamen Wurzelstämmen für A. ischiadicae und A. umbilicales das gleiche wie dort, ändert sich aber später in ähnlicher

---

1) Der periphere Abschnitt der V. omphalo-mesenterica fällt bis zu seiner Mündung in die V. portae meist schon frühzeitig der Rückbildung vollständig anheim. Bei gewissen Säugern (Allen A. 1883) erhält sich jedoch ein Rest dieses Gefäßabschnittes in Form eines frei durch die Bauchhöhle ziehenden Stranges bis zur Zeit der Geburt und auch noch kurze Zeit nach der Geburt. — Ein Gleiches gilt auch für den peripheren Abschnitt der A. omphalo-mesenterica.

Weise wie bei den Vögeln. Bei allen anderen daraufhin untersuchten Säugerembryonen aber findet man die V. cardinales p., sobald sie in dieser Gegend gebildet sind, an der Dorsalseite dieser Wurzelstämme vorbeiziehend. Ihre Aeste sowie die in sie einmündenden Venenzweige sind dieselben wie bei den Vögeln, dies gilt insbesondere für die V. subclaviae, die auch bei den Säugern ursprünglich in den proximalsten Abschnitt der hinteren Cardinalvenen einmünden.

Die hintere Hohlvene entwickelt sich, so wie bei den Sauriern, von den aus der Endstrecke der V. omphalo-mesenterica dextra entstandenen V. hepatica revehens communis aus, die dadurch zur Endstrecke der V. cava posterior wird. Sie bildet sich von hier aus durch Ausweitung bestimmter Lebervenenbahnen, die bald einen fortlaufenden Stamm bilden, der sich weiterhin durch das rechte Nebengekröse hindurch bis an die mediale Seite der Urniere fortsetzt und hier eine Strecke weit caudalwärts weiter wächst, während gleichzeitig auch an der medialen Seite der linken Urniere ein Längsvenenstamm entsteht, der sich mit ihr durch 2—3 caudal von der Abgangsstelle der A. omphalo-mesenterica befindliche quere Anastomosen in Verbindung setzt (Fig. 164). So kann jetzt ein Teil des Urnierenblutes durch die als

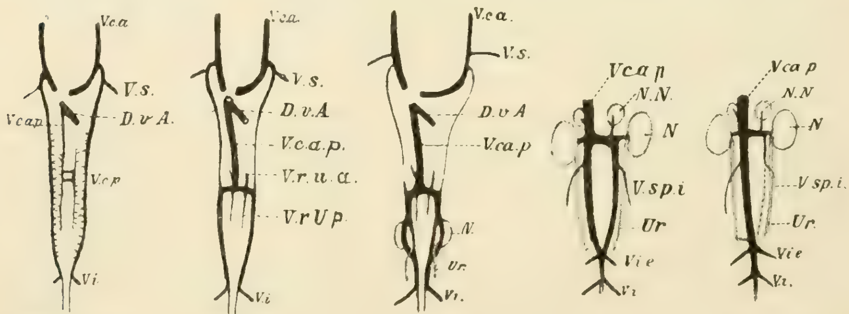


Fig. 164—168. Schemen, die Entwickelung der hinteren Hohlvene beim Kaninchen darstellend. *V.c.a.* V. cardinalis anter. *V.c.p.* V. cardinalis post. *V.c.a.p.* Vena cava posterior. *V.i.* V. ischiadica. *V.s.* V. subclavia. *D.v.A.* Ductus venosus Aranzii. *V.r.U.a, p.* vordere und hintere rückführende Urnierenvene. *N.* Niere. *N.N.* Nebenniere. *Ur.* Ureter. *V.i.e.* V. iliaca externa. *V.sp.i.* V. spermatica interna.

V. revehentes anteriores und posteriores der Urniere zu bezeichnenden Wurzeläste der V. cava posterior in die letztere abströmen. Doch kommt es bei den Säugern zur Ausbildung eines eigentlichen Pfortadersystems der Urniere, wie es sich bei den Sauropsiden entwickelt, nicht. Denn sehr bald, nach dem Auftreten der V. revehentes der Urniere, treten dieselben in der Gegend ihrer Querverbindung, die später zu einer einheitlichen wird (Fig. 165), durch die Bildung einer mächtigen Anastomose auf jeder Seite mit den hinteren Cardinalvenen in Verbindung[1]) (Hochstetter 1893).

Die Bildung dieser Anastomosen hat zur Folge, daß nun das Blut der hinteren Cardinalvenen zum großen Teil durch die hintere Hohl-

1) Soweit scheinen sich die Verhältnisse bei den meisten Säugern in übereinstimmender Weise zu entwickeln, nur soll es nach Zumstein (1897) beim Meerschweinchen nicht zur Ausbildung von V. revehentes posteriores der Urniere kommen.

vene abströmen kann und dies führt weiterhin dazu, daß es zu einer Obliteration der hinteren Cardinalvenen am cranialen Pol der Urnieren kommt. Dadurch zerfallen dieselben in zwei getrennte Abschnitte, deren Schicksal im folgenden gesondert besprochen werden soll.

Die Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen und ihr Schicksal. Die caudalen oder Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen bilden in der Folgezeit die Hauptwurzeln der hinteren Hohlvene, während ihre als V. revehentes der Urniere bezeichneten Wurzelzweige immer schwächer werden. Schließlich verschwinden dann die V. revehentes posteriores der Urniere vollständig (Fig. 167), während die V. revehentes anteriores, mit den Nebennieren in Verbindung tretend, zu den V. suprarenales der ausgebildeten Form werden (Mensch, Kaninchen, Katze). Aber auch die an die hintere Hohlvene angeschlossenen Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen erleiden nun gewisse, durch die Entwickelung der bleibenden Nieren bedingte Abänderungen ihres Verlaufes. Indem sich nämlich die Anlagen dieser Organe, indem sie aus dem Becken aufgestiegen sind, bei ihrer weiteren Wanderung zwischen Aorta und hintere Cardinalvenen vorschieben, verdrängen sie die letztere ventral- und lateralwärts und es entwickelt sich, caudal von diesen Venen ausgehend und cranial wieder in sie einmündend, eine collaterale Venenbahn, die beim Kaninchen (Hochstetter 1893) (Fig. 166) dorso-medial vom Ureter, beim Menschen, der Katze (Hochstetter), dem Maulwurf (Zumstein 1890) und den Mikrochiropteren (Grosser A. 1901), dorsomedial von der Nierenanlage verläuft. So entsteht in der Bahn der hinteren Cardinalvene eine Insel [1]), die beim Kaninchen nur den Ureter, bei Mensch, Katze, Mikrochiropteren und dem Maulwurf auch die Nierenanlage umgreift. Indem sich in der Folge der dorsale Schenkel dieser Insel rasch ausweitet und zur Hauptbahn des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene wird, wird ihr ventraler Schenkel immer schwächer und obliteriert schließlich auf eine Strecke weit vollständig [2]).

Bildung der V. spermaticae. Soweit er aber erhalten bleibt sammelt er das Blut aus der Urniere und den Geschlechtsdrüsen (Mensch, Katze, Kaninchen, Mikrochiropteren) und wird später zur V. spermatica interna resp. ovarica.

Bildung der Nierenvenen. Haben die Nieren ihre definitive Lage erreicht, so entwickeln sich auch die Nierenvenen. Ihre Mündung erfolgt gewöhnlich ungefähr an der Stelle, an welcher in früheren Entwickelungsstadien die hintere Hohlvene mit den hinteren Cardinalvenen in Verbindung getreten ist.

Erhaltenbleiben des paarigen Zustandes der hinteren Hohlvene bei gewissen Säugern. Jetzt erscheint also die hintere Hohlvene bis in die Nierengegend unpaar, von da an aber paarig, ein Zustand, der sich bei einer Reihe von Säugetieren mehr oder weniger unverändert zeitlebens erhält (Echidna, Edentaten, Cetaceen u. a.).

---

1) Beim Meerschweinchen bleibt die Bildung dieser Insel aus, da bei dieser Form die Nierenanlage an der ventralen Seite der hinteren Cardinalvene vorbei wandert (Zumstein 1887).

2) Bei Erinaceus europaeus bleibt auch der ventrale Schenkel der Insel häufig zeitlebens erhalten (Hochstetter).

Bei den meisten Säugern kommt es jedoch auch caudal von den Nieren zur Ausbildung eines unpaaren Hohlvenenstammes. Derselbe kann hier in zweierlei Weise sur Ausbildung gelangen.

Herstellung des bei der Mehrzahl der Säuger bleibenden Zustandes der hinteren Hohlvene. Entweder es verschmelzen die paarigen Abschnitte der hinteren Hohlvene dorsal (Ornithorhynchus) oder ventral von der Aorta (Mehrzahl der Marsupialier) miteinander zu einem unpaaren Stamme [1]), oder aber es obliteriert ihr linker aus dem Urnierenabschnitte der hinteren Kardinalvene hervorgegangener Wurzelstamm bis zur Mündung der V. spermatica interna resp. ovarica [2]), nachdem er sich vorher mit dem der Gegenseite in der Beckengegend in Verbindung gesetzt hatte, so daß der letztere nun alles Blut des Beckens und der hinteren Gliedmaßen abzuleiten vermag (Fig. 168). — Diese Verbindung stellt sich beim Menschen schon vor dem Auftreten der hinteren Hohlvene in Form einer kurzen, breiten, ventral von der A. sacralis media gelegenen Anastomose zwischen den Beckenabschnitten der hinteren Kardinalvenen her (HOCHSTETTER 1893), eine Anastomose, aus welcher nach der Obliteration des linken Wurzelstammes der hinteren Hohlvene die V. iliaca communis entsteht (Fig. 169). — Bei Talpa sind es nach ZUMSTEIN (1898) 2 Querverbindungen, die sich entwickeln. — Die eine schwächere von ihnen liegt ventral von den A. sacralis media, die andere stärkere dorsal von der Bifurcationsstelle der Aorta. — Beim Kaninchen wieder legen sich die beiden Beckenstücke der hinteren Kardinalvenen eine Strecke weit aneinander und bilden, indem sie miteinander verschmelzen, einen median und ventral von der A. caudalis gelegenen unpaaren Stamm, die sogenannte V. iliaca interna communis (Fig. 168) und ein ähnlicher Vorgang findet auch bei den Mikrochiropteren statt (GROSSER 1901).

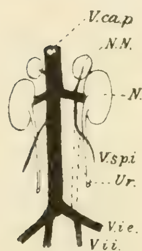


Fig. 169. Schema der Entwickelung des einfachen Hohlvenenstammes und der V. iliaca communis sinistra beim Menschen. *V.i.i.* V. iliaca interna. Uebrige Bezeichnungen wie in den Figuren 47—51.

Bei den Fledermäusen verbinden sich übrigens nach GROSSER die Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen, nachdem der selbständig entstehende Abschnitt der hinteren Hohlvene mit der rechten hinteren Cardinalvene in Verbindung getreten ist, dorsal von der Aorta in der Nierengegend durch eine mächtige Queranastomose miteinander und diese Queranastomose wird dann, wenn sich die Nierenvenen entwickelt haben und der Urnierenabschnitt der linken hinteren Kardinalvene bis zur Ein-

1) Daß bei Ornithorhynchus, der dorsal von der Aorta gelegene, von den Lumbalarterien durchbohrte breite Hohlvenenstamm durch eine solche Längsverschmelzung, wie sie auch bei der Katze während der Ontogenese vorübergehend beobachtet wurde (HOCHSTETTER 1893) zur Entwickelung kommt, dürfte kaum bezweifelt werden können. — Verfasser hält es aber auch, nach den von MC. CLURE (1900) über die Varietäten der hinteren Hohlvene von Didelphys veröffentlichten Beobachtungen entgegen einer früher (1893) geäußerten Meinung, für überaus wahrscheinlich, daß bei allen jenen Marsupialiern, die zwischen Nieren und Becken einen ventral von der Aorta gelagerten, unpaaren Hohlvenenstamm besitzen, dieser durch Längsverschmelzung der Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen entstanden ist.

2) Das Endstück dieses linken Wurzelstammes wird dadurch zum Endstück der V. spermatica interna s. ovarica der ausbebildeten Form.

mündungsstelle der V. spermatica interna sinistra obliteriert ist, zur Fortsetzung der linken Nierenvene, die also bei diesen Tieren über die Dorsalseite der Aorta hinweg gegen den Stamm der hinteren Hohlvene verläuft.

Entstehung der V. azygos und V. hemiazygos. Noch bevor die früher erwähnte Unterbrechung der Strombahn der hinteren Cardinalvenen erfolgt, erleidet ihre Zusammenflußstelle mit den vorderen Cardinalvenen infolge der Caudalwärtsverlagerung des Herzens eine beträchtliche Lageverschiebung in caudaler Richtung, die zur Folge hat, daß nicht nur die letzten segmentalen Venen der Cervicalregion ihre Mündung in die hintere Cardinalvene verlieren, sondern auch die V. subclavia mit ihrer Mündung auf die vordere Cardinalvene überrückt. — Hat dann die Unterbrechung in der Strombahn der V. cardinales p. thatsächlich stattgefunden, so münden in ihre vorderen Abschnitte nur noch die vor der Unterbrechungsstelle befindlichen segmentalen Venen der Brustregion. — Dabei zeigen diese Cardinalvenenabschnitte ein vollkommen symmetrisches Verhalten (Fig. 166), welches sie bei manchen Säugern auch weiterhin beibehalten können (Echidna u. a.), indem sie sich nur, nachdem sich die Urnieren retrahiert haben, sekundär caudalwärts verlängern und schließlich als V. azygos und V. hemiazygos entlang der Wirbelsäule bis an die caudale Grenze der Brusthöhle erstrecken und das Blut sämtlicher Intercostalvenen sammeln.

Bei den meisten Säugern vollziehen sich aber im Gebiet dieser Venen weitere Veränderungen, die in den extremsten Fällen dazu führen, daß entweder nur die V. azygos (Kaninchen, Katze) oder nur die V. hemiazygos (Schwein, Wiederkäuer) persistiert. — So bilden sich beim Kaninchen zwischen den vorderen Abschnitten der hinteren Cardinalvenen, entsprechend den einzelnen V. intercostales, zuerst Queranastomosen aus. — Hierauf schwindet der linke Venenstamm vollständig und der rechte verlängert sich sekundär über das 8. Thoracalsegment (Fig. 170*) hinaus, wo die Unterbrechung der Strombahn der hinteren Cardinalvenen erfolgt war, in caudaler Richtung und bildet so die V. azygos der ausgebildeten Form, nachdem vorher noch auch die ersten 4 Intercostalvenen ihre Mündung in dieses Gefäß verloren und sich zur Bildung der V. intercostalis suprema jederseits vereinigt haben. — Beim Schweine, bei dem sich die vorderen Abschnitte der hinteren Kardinalvenen nach Parker und Tozier (1898) in ähnlicher Weise sekundär caudalwärts verlängern wie beim Kaninchen, kommt es ebenfalls zur Bildung von Queranastomosen zwischen der V. azygos und hemiazygos und es bleibt, nachdem die V. azygos geschwunden ist, die V. hemiazygos bestehen (Fig. 171).

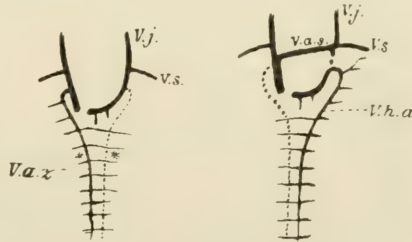


Fig. 170. Fig. 171.

Fig. 170. Entwickelung der V. azygos des Kaninchens. (Schema.) *V.j.* V. jugularis interna. *V.s.* V. subclavia. *V.az.* V. azygos.

Fig. 171. Entwickelung der V. hemiazygos beim Schwein. (Schema.) *V.a.s.* V. anonyma sinistra. *V.h.a.* V. hemiazygos. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 170.

Beim Menschen kommen alle möglichen Entwickelungsformen dieser beiden Venen zur Beobachtung[1]). — Am häufigsten gewinnt die V. azygos dadurch das Uebergewicht über die V. hemiazygos, daß die letztere durch eine Queranastomose mit ihr in Verbindung tritt. — Die V. hemiazygos kann dann ihre Mündung in den D. Cuvieri gänzlich verlieren oder aber ihre Strombahn in der Weise unterbrochen werden, wie dies in Fig. 172 dargestellt ist. — Man bezeichnet dann den selbständig gewordenen cranialen Abschnitt dieser Vene als V. hemiazygos accessoria.

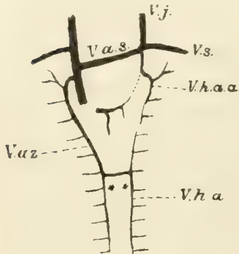


Fig. 172. Entwickelung der vorderen Hohlvene, der V. azygos und V. hemiazygos des Menschen. (Schema.) *V.h.a.a.* V. hemiazygos accessoria. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 54 und 55.

Entwickelung einer einfachen vorderen Hohlvene. Ist die V. subclavia mit ihrer Mündung von der hinteren auf die vordere Cardinalvene übergerückt, so bezeichnet man das jenseits ihrer Mündungsstelle befindliche Stück dieser Vene mehr dem ihre unmittelbare Fortsetzung bildenden D. Cuvieri als vordere Hohlvene. — Ursprünglich besitzen alle Säuger, so wie die Sauropsiden, 2 vordere Hohlvenen und dieser Zusand erhält sich bei einer Anzahl von ihnen (Monotremen, Marsupialier, einige Nager, einige Insectivoren) dauernd (Fig. 170). — Bei sehr vielen Säugern aber entwickelt sich (Rathke 1838, Marshall 1850) zwischen den beiden vorderen Hohlvenen eine von der linken zur rechten schief absteigende Anastomose, die sich rasch ausweitet, worauf die linke vordere Hohlvene teilweise schwindet. — Es leitet dann die Anastomose (Fig. 172), die man jetzt V. anonyma sinistra nennt, das Blut der V. cardinalis anterior (V. jugularis interna) und der V. subclavia in die nunmehr allein bestehende rechte Hohlvene, deren zwischen den Mündungen der V. subclavia dextra und der V. anonyma sinistra gelegener Abschnitt jetzt V. anonyma dextra genannt wird.

Bei jenen Säugerformen nun, bei denen die V. azygos allein vorhanden ist, oder bei denen die neben der V. azygos bestehende V. hemiazygos ihre Mündung in die linke vordere Hohlvene verloren hat, obliteriert die V. cava superior sinistra zwischen V. anonyma sinistra und linkem Atrium und es bleibt von ihr nur ihre Endstrecke als V. atrii sinistri und als Sinus coronarius cordis erhalten. — Bei Formen, bei denen es, wie manchmal beim Menschen, zur Bildung einer V. hemiazygos accessoria kommt, erhält sich dagegen von dem aus dem D. Cuvieri entstandenen Abschnitte der linken vorderen Hohlvene auch nur, wie im früheren Falle, die Endstrecke, dafür persistiert aber der aus der V. cardinalis anterior entstandene Abschnitt dieser Vene als Endstück der V. hemiazygos accessoria (Fig. 172). Bei jenen Formen endlich, bei denen nur die V. hemiazygos ausgebildet wird, obliteriert der aus der V. cardinalis anterior gebildete Abschnitt der V. cava superior sinistra und ihr D. Cuvieri-Abschnitt bleibt als Fortsetzung der V. hemiazygos erhalten (Fig. 173), das heißt, es mündet diese

---

1) In den extremsten Fällen zeigt sich entweder ein Zustand erhalten wie bei Echidna oder es persistiert nur die V. azygos wie beim Kaninchen.

Vene, nachdem sie die Venen der Herzwand aufgenommen hat, direkt in den rechten Vorhof (Schwein, Wiederkäuer) [MARSHALL 1850].

Die V. cardinales anteriores und die Entwickelung der Venenbahnen des Kopfes. Die V. cardinalis anterior zeigt in ihrem Kopfabschnitte auch bei jungen Säugerembryonen dieselben Lagebeziehungen und Verlaufsverhältnisse, wie sie für die gleiche Vene der Embryonen niederer Vertebraten beschrieben wurde. — Sehr früh tritt jedoch auch hier an ihre Stelle die lateral von den Hirnnervenwurzeln und Ganglien sowie vom Labyrinthbläschen verlaufende V. capitis lateralis. — Dieselbe entsteht auch bei den Säugern wieder in Teilstücken, deren erstes im Gebiete des Acustico-facialis, des Labyrinthbläschens, des N. vagus und N. glossopharyngeus zur Entwickelung kommt (Fig. 173), während der vorderste medial vom Trigeminus gelegene Abschnitt der V. cardinalis anterior etwas länger erhalten bleibt. — In diesen münden, gewissermaßen seine Wurzeln bildend, die Augenvene, die Vene des Vorderhirns sowie Venen des Zwischen- und Mittelhirns, während in die V. capitis lateralis dort, wo sie den N. vagus kreutzt sich eine vom Hinterhirn herabkommende Vene einsenkt (Fig. 173).

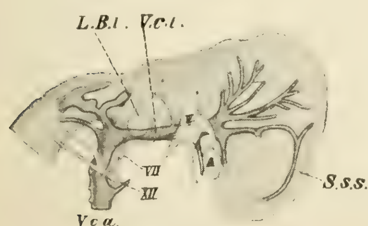


Fig. 173.

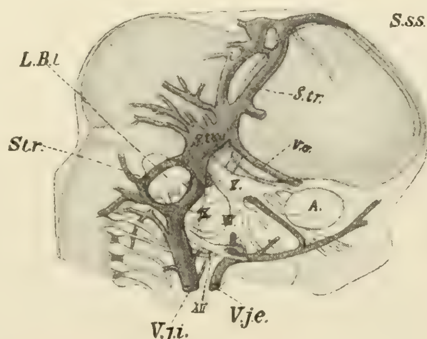


Fig. 174.

Fig. 173. Die Venen des Kopfes eines Meerschweinchenembryo von 11 mm Länge (nach H. SALZER). *V.c.a.* V cardinalis anterior. *V.c.l.* V. capitis lateralis. *S.s.s.* Anlage des Sinus sagittalis superior. *A.* Auge. *V.* N. trigeminus. *VII* N. facialis. *XII* N. hypoglossus.

Fig. 174. Kopfvenen eines Meerschweinchenembryo von 7½ mm Kopflänge (nach H. SALZER). *V.j.i.* V. jugularis interna. *V.j.e.* Vena jugularis externa. *V.o.* V. ophthalmica. *S.tr.* Anlage des Sinus transversus. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 56.

Um ein Beträchtliches später bilden sich die Teilstücke der V. capitis lateralis lateral vom N. trigeminus und vom N. hypoglossus, und es schwinden auch in diesen Gebieten die früher noch erhaltenen Abschnitte der V. cardinalis anterior, deren Wurzelzweige gleichzeitig zu den Wurzelzweigen der V. capitis lateralis werden (Fig. 174). — Diese Vene bildet nun die Hauptabflußbahn für das venöse Blut der vorderen Hirnabschnitte. — Sie verläßt die Schädelkapsel zwischen N. trigeminus und N. facialis und schließt sich dabei an den letzteren eine Strecke weit an (SALZER 1895). — Bei Echidna erhält sich dieser Zustand dauernd (HOCHSTETTER A. 1896), indem die V. capitis lateralis dieser Form dort, wo sie dem N. facialis anliegt, mit ihm in einen Knochenkanal eingeschlossen wird. — Aus demselben hervortretend, geht sie in die V. jugularis interna über.

Bei allen anderen Säugern treten jedoch noch eine Reihe weiterer Veränderungen im Gebiete der Kopfvenen auf. — Vor allem bildet sich zwischen der mit dem Vagus die Schädelkapsel verlassenden Hinterhirnvene und der V. capitis lateralis von der Stelle aus, wo die letztere den Schädel verläßt, dorsal von der Labyrinthkapsel eine Anastomose, die sich rasch erweitert, so daß jetzt ein Teil des Hirnvenenblutes durch das Foramen jugulare, ein anderer Teil durch den neben dem N. facialis gelegenen Venenkanal die Schädelhöhle verläßt (Fig. 174). — Dieser Zustand persistiert wieder bei Ornithorrhynchus, welche Form dadurch mit Rücksicht auf die Verhältnisse der Kopfvenen ein Zwischenglied zwischen Echidna und den übrigen Säugern bildet (HOCHSTETTER A. 1896). — Bei den übrigen Säugern obliteriert nämlich, nachdem die früher erwähnte Anastomose gebildet ist, der zwischen N. trigeminus und N. vagus befindliche Abschnitt der V. capitis lateralis. — Dadurch stellen sich Verhältnisse her, die bei allen jenen Säugetieren, die eine vollentwickelte V. jugularis interna besitzen, abgesehen von noch hinzukommenden Veränderungen, ziemlich unverändert in den bleibenden Zustand übergehen.

Bildung des Sinus sagittalis superior und des Sinus transversus. Inzwischen sind nämlich die den Mantelkanten der Hemisphären anliegenden Abschnitte der Vorderhirnvenen miteinander zum unpaaren Sinus sagittalis superior verschmolzen (Fig. 174) und setzen sich seitlich, dem hinteren Rande der Hemisphärenblasen folgend, als Anfangsstücke des Sinus transversus fort. — Die Fortsetzung dieses Sinus bildet dann zunächst das kurze, erhalten gebliebene Stück der V. capitis lateralis, welches ursprünglich an der lateralen Seite des N. trigeminus gelegen ist und in welches die V. ophthalmica mündet, und sein Endstück endlich ist durch die vorerwähnte Anastomose zwischen V. capitis lateralis und der Hinterhirnvene, sowie aus dem Endstücke der letzteren gebildet. — Durch das Foramen jugulare geht der Sinus transversus in die V. jugularis interna über, die im Bereiche des N. hypoglossus, also in ihrem, dem Schädel zunächst gelegenen Abschnitte noch ein Derivat der V. capitis lateralis ist, während sie herzwärts von diesem Nerven aus dem erhalten gebliebenen Abschnitte der V. cardinalis anterior gebildet wurde.

Bildung des Sinus petro-basilaris, des Sinus cavernosus und des Sinus petrosus superior. Beim Menschen und einigen Säugern treten, wenn wir von den Lageverschiebungen absehen, welche der Sinus transversus infolge der mächtigen Ausbildung der Großhirnhemisphären erleidet, rücksichtlich der geschilderten Verhältnisse nur insofern noch weitere Veränderungen ein, als sich von der V. ophthalmica aus, medial vom N. trigeminus an der Seite des Keilbeinkörpers und der Pars basilaris ossis occipitis, eine Anastomose mit der V. jugularis interna, dort, wo dieselbe aus dem Foramen jugulare hervortritt, ausbildet, die zum Sinus petrobasilaris wird, während sich die V. ophthalmica an der Seite des Türkensattels jederseits zum Sinus cavernosus erweitert und ihr ursprünglich ganz kurzes, in den Sinus transversus mündendes Endstück sich verlängert und so zu dem der Felsenbeinkante und dem Ansatze des Gezeltes an der letzteren, folgenden Sinus petrosus superior umgestaltet (SALZER 1895). — Dazu kommt noch die Bildung der ober-

flächlichen Venenbahnen des Kopfes und des Gesichtes und die Entwickelung der V. jugularis externa im Gebiete des Halses.

Bildung der V. jugularis externa. Bei älteren Meerschweinchenembryonen wird die nahe der Brustregion in die V. jugularis interna mündende V. jugularis externa, durch den Zusammenfluß der V. facialis antica, die mit der V. ophthalmica in Verbindung tritt und einer von der Ohrgegend herabziehenden Vene gebildet. — Die letztere verbindet sich nun, und zwar relativ spät, durch eine das sogenannte Foramen jugulare spurium des Schläfebeines passierende Anastomose mit dem Sinus transversus. — Diese Anastomose weitet sich rasch aus und führt der V. jugularis externa immer mehr von dem Blute des Sinus transversus zu, was zur Folge hat, daß die V. jugularis interna immer schwächer wird und schließlich gänzlich zu Grunde geht. — So wird bei dieser und wahrscheinlich auch bei allen anderen ein Foramen jugulare spurium besitzenden Säugerformen die V. jugularis externa zur Hauptabflußbahn für das venöse Blut des Kopfes (H. Salzer 1895)[1].

Entwickelung der Venen der Extremitäten. Die ersten Venen der Extremitäten der Säuger und des Menschen zeigen dieselben Lagen- und Verlaufsverhältnisse (Hochstetter 1891, Grosser 1901), wie sie für die gleichen Venen der Embryonen von Sauropsiden beschrieben wurden. — Nur sind hier die radiale und die tibiale Randvene[2]) von vorne herein viel schwächer als dort und gehen spurlos verloren. — Beim Kaninchen (Hochstetter 1891) entwickelt sich dann vom Handrücken aus die V. cephalica, die zuerst in der Ellenbogenbeuge in die ulnare Randvene einmündet, sich später aber auch auf den Oberarm fortsetzt und schließlich in die V. jugularis externa mündet. — Die ulnare Randvene erhält sich nur in ihrem Oberarmabschnitte, und ihre Fortsetzung bildet die V. subclavia, in die sich eine der Seitenrumpfvene der Sauropsiden entsprechende Vene ergießt. — Zuerst zieht die V. subclavia an der Dorsalseite des Plexus brachialis vorbei, später aber kommt sie unter Vermittelung einer Inselbildung an seine ventrale Seite zu liegen.

An der hinteren Extremität erhält sich beim Kaninchen die fibulare Randvene in ihrem Unterschenkelabschnitte als V. saphena parva, in ihrem Oberschenkelabschnitte als V. ischiadica und gelangt mit dem N. ischiadicus ins Becken. — Sekundären Ursprunges sind die vom Fußrücken aus entstehende und in die fibulare Randvene in der Kniegegend mündende V. tibialis antica und die V. saphena magna. — Verhältnismäßig spät endlich entwickelt sich als Hauptvenenbahn der Extremität die V. femoralis. — Tertiären Ursprunges sind ferner, sowohl an der vorderen, als an der hinteren Gliedmaße die Begleitvenen der Arterien (Hochstetter 1891).

Entwickelung des Lymphgefässsystems.

Nach einer ziemlich allgemein verbreiteten Annahme sollen sich die Lymphgefäße aus spaltförmigen Hohlräumen im embryonalen Binde-

---

1) Bei den Mikrochiropteren entwickeln sich die Venen des Kopfes und Halses (nach Grosser A. 1901) in ganz ähnlicher Weise wie beim Meerschweinchen.

2) Nach Grosser (A. 1901) fehlt die tibiale Randvene bei den Embryonen der Mikrochiropteren.

gewebe entwickeln, die allmählich, durch Umwandlung der sie begrenzenden Bindegewebszellen in Gefäßepithelien, eine selbständige Wand erhalten. — Doch ist die Berechtigung dieser Annahme noch keineswegs sicher erwiesen, da über die erste Anlage des Lymphgefäßsystems der Wirbeltiere nur sehr spärliche, meist fragmentarische Angaben vorliegen.

Amphibien.

So wissen wir über die Entstehung der Lymphgefäße der Fische und der urodelen Amphibien gar nichts, und über die Entwickelung der Lymphgefäße der Anuren ist durch JOURDAIN nur so viel bekannt geworden, daß bei fußlosen Larven der Kröte das Lymphgefäßsytem dem bei ausgebildeten Urodelen sehr ähnlich gestaltet sei. — Nach JOURDAIN (1883) findet sich bei solchen Larven um die Aorta herum ein ausgedehntes Lymphgefäßnetz, welches zwischen Nieren und Herz eine Ausdehnung geringen Grades aufweist. — An Stelle der mächtig entwickelten Lymphsäcke der ausgebildeten Form, die noch vollkommen fehlen, besteht ein ausgebildetes Netz von subcutanen Lymphgefäßen. — Dabei ist die Mundöffnung von einem Lymphgefäßsinus umgeben, der eine median gelegene, ventrale Erweiterung, die Anlage des späteren Kehllymphsackes, besitzt.

Mit dem Auftreten der hinteren Extremitäten entwickelt sich jederseits an der Schwanzwurzel das hintere Lymphherz, aus dem die Lymphe in einen Ast der V. cardinalis posterior abströmt, während ein anderer Teil der Lymphe den vorderen Cardinalvenen zugeführt wird. — Die vorderen Lymphherzen werden erst bemerkbar, wenn der Schultergürtel entwickelt ist. — Die Lymphsäcke entwickeln sich nach und nach, indem das subcutane Bindegewebe schwindet. — Zu den am frühesten auftretenden Säcken gehören der periproctale und die Lymphsäcke der hinteren Extremitäten, am spätesten, wenn der Schwanz der Larve bereits größtenteils zurückgebildet ist, entsteht der dorsocraniale Sack.

Auch über die Entstehung der Lymphgefäße der Reptilien ist nichts Näheres bekannt.

Vögel.

Für das Hühnchen hat SALA (1900) nachgewiesen, daß die beiden Ductus thoracici um die Mitte des 8. Brüttages in Form zweier Zellstränge angelegt werden, die sich von der Gegend der A. coeliaca an bis in die Schilddrüsengegend cranialwärts erstrecken. — Diese beiden Zellstränge beginnen allmählich sich auszuhöhlen, bis gegen das Ende des 10. Brüttages die beiden Ductus thoracici vollkommen entwickelt sind, nachdem sich vorher schon jeder von ihnen an mehreren Stellen mit der V. cava superior seiner Seite in Verbindung gesetzt hat. — Die Verbindung der D. thoracici mit den großen Lymphstämmen, welche die A. caudalis und die Aorta abdominalis begleiten und in welche sich auch die Lymphe aus den Lymphherzen und aus den die Arterien der Allantois begleitenden Lymphgefäßen, deren Injektion zuerst BUDGE (1887) gelungen ist, ergießt, ist erst am 12. Brüttage hergestellt.

Die beiden Lymphherzen sind beim Hühnchen als embryonale Organe zu betrachten, da sie sich bald nach dem Ausschlüpfen (am

30.—35. Tage) wieder zurückbilden (SALA), während sie bei anderen Vögeln zeitlebens erhalten bleiben. — Sie werden nach SALA (1900) am 7. Brüttage in Form von spaltenförmigen Hohlräumen im Bindegewebe an der Seite der caudalen Myotome, in der Höhe der ersten 5 V. coccygeae, mit denen sie auch in Kommunikation stehen, angelegt. — Indem sich die embryonalen Bindegewebszellen in der Umgebung dieser Spalten dichter gruppieren, erhalten dieselben eine eigene Wand, in der bald glatte Muskelfasern in größerer Menge auftreten. — Nun kann erst von eigentlichen Lymphherzen gesprochen werden. — Jedes von ihnen kommuniziert jetzt nur noch mit 3 V. coccygeae seiner Seite und ist am Ende des 10. Brüttages durch 1 oder 2 Lymphgefäße mit den Lymphräumen, welche die Arteria und V. pudenda umgeben, in Verbindung getreten.

BUDGE (1877), welcher der erste war, der die Entstehung des Lymphgefäßsystems beim Hühnchen untersucht hat, beschreibt, außer diesem soeben besprochenen spät auftretenden und in den definitiven Zustand übergehenden, bei jungen Hühnerkeimen ein 1. Lymphgefäßsystem, dessen Injektion ihm durch Einstich von der primitiven Pericardialhöhle aus gelungen ist. — Es stellt ein im mittleren Keimblatte gelegenes, mit Flüssigkeit gefülltes System von Spalten und Kanälen dar, welches sich in der Area vasculosa bis an den Sinus terminalis hin erstreckt und hier in einen ringförmigen, weiteren Kanal (BUDGE's terminalen Lymphsinus) übergeht. — Dieses System von Spalten und Kanälen hat jedoch anscheinend mit dem Lymphgefäßsytem nichts zu thun. — Ich sehe in ihm vielmehr das Hohlraumsystem des Cöloms, welches in seinen außerembryonalen Teilen beim Hühnchen nicht als ein einheitlicher durchgreifender Spalt im Mesoderm auftritt, sondern als ein kompliziertes, mit dem embryonalen Cölom an verschiedenen Stellen kommunizierendes System von untereinander in Verbindung tretenden Spalten und blasenartigen Hohlräumen (DRASCH).

Säuger.

Auch über die Entwickelung der Lymphgefäße der Säuger liegen nur spärliche Angaben vor. — Nach GULLAND (1894) finden sich zuerst Lymphgefäße im subcutanen Zellgewebe, später erst in der Nachbarschaft der größeren Gefäßstämme. — SAXER (1896) sieht deutlich röhrenförmige Lymphgefäße zuerst am Halse bei einem $2^1/_2$ cm langen Rindsembryo. — Wie diese Lymphgefäßstämme entstehen, wird jedoch nicht angegeben. — RANVIER (1897—98), der die Lymphgefäße des Mesenteriums von Schweineembryonen untersucht hat, kann über die erste Anlage derselben auch nichts angeben und berichtet nur, daß die Lymphgefäße, wenn sie einmal gebildet sind [1]), bereits Klappen besitzen und gegen den Darm zu blind endigen. — Ihre weitere Entwickelung erfolgt dann in der Weise, daß aus den blinden Enden oder aus den intervalvulären Strecken der Lymphgefäße solide Sprossen auswachsen, die später hohl werden. — Jeder solcher neue Sproß entspricht einem zwischen 2 Klappenpaaren gelegenen Lymphgefäßsegment. — Die Lymphgefäße würden sich somit nach RANVIER vom Centrum aus gegen die Peripherie hin entwickeln.

---

1) Schweineembryonen von 10 cm Länge.

Die Lymphknoten. Ueber die Entwickelung der Lymphknoten lauten die Angaben der meisten Beobachter übereinstimmend dahin, daß dieselben zuerst in Form von Lymphgefäßgeflechten auftreten. — Das in den Maschen dieser Geflechte balkenartig angeordnete Bindegewebe ist von vornherein engmaschiger als das umgebende, und reich an Blutgefäßen (GULLAND 1894, SAXER 1896), auch sieht SAXER in demselben zahlreiche, sehr feine Lymphgefäße[1]). — In diesem Bindegewebe treten dann frühzeitig Herde von dichtgedrängten kleinen Zellen auf, die Zeichen reger Vermehrung erkennen lassen[2]). — Der ursprünglich vorhandene Lymphgefäßplexus bildet sich nun zu dem äußeren Sinus des Lymphknotens um, die im Innern des Knotens befindlichen Lymphgefäße dagegen entstehen aus den früher erwähnten feinen Lymphgefäßen des Bindegewebskernes der Anlage (SAXER 1896). — Indem die kleinzellige Infiltration des Gewebes weiterschreitet und so Verwölbungen gegen den Lymphsinus sich bilden, entstehen die Follikel des Knotens. — Durch Fortsetzung der lymphoiden Infiltration gegen die am Hilus des Knotens plexusartig angeordneten Lymphgefäße entstehen die Markstränge[3]).

Entwickelung der Milz.

Ueberblickt man die schon recht zahlreichen über die Entwickelung der Milz der Wirbeltiere in der Litteratur niedergelegten Angaben, so ergiebt sich, wie dies aus dem folgenden hervorgehen wird, daß die Meinungen über die Herkunft der an dem Aufbau dieses Organs beteiligten zelligen Elemente recht erheblich voneinander abweichen. — Nur über den Ort, an welchem die Milz zur Entwickelung gelangt, bestehen erhebliche Meinungsdifferenzen nicht.

Selachier und Teleostier.

Bei den Selachiern (Acanthias) und den Teleostiern (Forelle) tritt die Milz verhältnismäßig spät, nachdem Leber und Pankreas bereits angelegt sind, in der mesodermalen Wand des Duodenums, in Form einer lokalen Zellverdichtung, unmittelbar links von dem Ansatze des dorsalen Gekröses, im Anschlusse an die V. subintestinalis auf (LAGUESSE 1890). — Dieser Anschluß ist besonders bei der Forelle ein inniger, denn hier umgiebt (Fig. 175) die Milzanlage, einen gegen die Leibeshöhle zu vorspringenden Wulst bildend, diese Vene. — Später, wenn sich das Mesogastrium



Fig. 175. Querschnitt durch die Milzanlage einer jungen Forelle (nach LAGUESSE). *Mi.* Milz. *S.i.v.* Subintestinalvene. *D.* Darm. *Mes.* Mesenterium.

1) GULLAND findet solche erst verhältnismäßig spät.

2) Nach SAXER (1896) entstehen sie an Ort und Stelle, während GULLAND (1894) angiebt, daß sie aus den Blutgefäßen einwandern.

3) Ueber die Entwickelung der lymphatischen Apparate des Darmsystems vergleiche Bd. 2, Kapitel 2.

entfaltet, wird dieser innige Zusammenhang mit der Darmvene allmählich aufgehoben, und die Milz kommt nun in das Mesogastrium zu liegen, wo sie sich an die große Magenkurve anschließt. — Ihr caudales Ende steht schon von vornherein in inniger nachbarlicher Beziehung zum Pankreas.

An dem Aufbau der Milz beteiligen sich nur die Zellen der mesodermalen Darmwand und des Gekröses. — Das Cölomepithel über der Milzanlage ist an ihrer Entwickelung, wie Laguesse (1898) Phisalix (1885) gegenüber hervorhebt, ganz unbeteiligt, und auch eine Beteiligung entodermaler Elemente bei der Bildung der Milz stellt dieser Autor in Abrede. — Nach ihm besteht die Milzanlage zuerst aus einer größeren Zahl verzweigter, untereinander zusammenhängender und dadurch ein Netzwerk bildender Zellen, in dessen Maschen rundliche Zellen gelegen sind. — Indem nun die letzteren frei werden, entstehen in dem Netzwerke Hohlräume, die, wie dies besonders bei der Forelle beobachtet wurde, mit der V. subintestinalis in Verbindung treten. So entwickelt sich im Innern der Milz ein Venennetz, indem die frei werdenden Zellen ins Blut gelangen. — Arterienzweige erhält die Milz erst verhältnismäßig spät.

Ganoiden.

Vollkommen anders als bei den Selachiern und Telostiern würde sich nach Kupffer (1892) die Bildung der Milz bei den Ganoiden (Accipenser) vollziehen. — Der Stör besitzt nach diesem Autor zwei dorsale Pankreasanlagen, von denen die etwas später auftretende und cranialer gelegene der dorsalen Pankreasanlage aller übrigen Wirbeltiere entspricht, während die andere früher auftretende[1], weiter caudal als Entodermdivertikel am Uebergange des Mitteldarms in den Spiraldarm entsteht. — Diese beiden Pankreasanlagen bilden nun nach rechts sowohl, wie nach links seitliche Ausbuchtungen. — Die rechts gelegenen setzen sich untereinander in Verbindung, während gleichzeitig die caudale dorsale Pankreasanlage ihre Mündung in den Darm verliert, und bilden den größten Teil der Bauchspeicheldrüse. — Die linken Ausbuchtungen dagegen sollen, indem sie, wie Kupffer sagt, splenisiert werden, die Anlagen der Milz hervorgehen lassen. — Sie sind zuerst getrennt voneinander, so daß eine Zeit lang eine vordere und eine hintere Milz besteht. — Später vereinigen sie sich aber miteinander zu einem einheitlichen Organ.

Außer der hinteren Milz bildet aber auch die caudale dorsale Pankreasanlage einen medianen, ins dorsale Gekröse einwachsenden Fortsatz, der, nach Kupffer, das subchordale (perivasculäre und perinephritische) Lymphgewebe liefern soll.

Cyclostomen.

Auch für junge Ammocöten beschreibt Kupffer (1893), daß aus einer nach links auswachsenden Ausbuchtung der dorsalen Pankreasanlage lymphatisches Gewebe sich entwickle, welches in seiner Gesamtheit der vorderen Milz von Accipenser entsprechen würde.

---

1) Sie fehlt allen übrigen bis jetzt auf die Pankreasentwickelung untersuchten Wirbeltieren.

Amphibien.

Bei den Amphibien sollen nach MAURER (1890) die Milzzellen ebenfalls entodermaler Abkunft sein, aber ihre Quelle wäre nach diesem Forscher eine vollkommen andere als bei Accipenser.

Anuren.

Bei den Anuren entsteht die Milz wie bereits GOETTE (A. L. III 7, 1875) angiebt und wie alle späteren Beobachter bestätigen, im Gekröse des Mitteldarmes an der linken Seite der Wurzeln der A. coeliaco-mesenterica, als ein flaches Häufchen indifferenter rundlicher Zellen, welches sich bald vergrößert, so daß dann die Milz als ein kleines rundliches Knötchen über das Niveau des Gekröses vorspringt. — Nach MAURER (1890) sollen nun die die Milzanlage bildenden Zellen bei Rana temporaria aus dem Darmentoderm ausgewandert und entlang den Gekrösarterien an die Stelle gelangt sein, an welcher sich später die Milz entwickelt.

KRAATZ (1897), der die Entstehung der Milz an Larven von Alytes obstetricans und Rana temporaria untersuchte, konnte die Angaben MAURER's nicht bestätigen, und auch WOIT (1897) fand keine positiven Beweise dafür, daß bei Rana, wie MAURER angiebt, die Milzzellen aus dem Entoderm abstammen. — CHORONSHITZKY (A. 1899 und 1900) wieder meint, daß zwar ein Teil der Milzzellen entodermalen Ursprunges sei, daß jedoch ein anderer Teil derselben von dem eigenartig gestalteten Cölomepithel über der Milzanlage geliefert werde. RUFFINI (1899) hingegen spricht sich ganz entschieden dahin aus, daß bei Rana die Milz sich aus den mesodermalen Zellen des Gekröses entwickle und daß weder Zellen des Darmentoderms noch des Pankreas, noch auch Zellen des Cölomepithels an ihrer Bildung beteiligt seien.

Urodelen.

Bei den Urodelen findet man nach WOIT (1897) und CHORONSHITZKY (A. 1900) die erste Anlage der Milz in Form einer Zellanhäufung in der mesodermalen Wand des Magens unmittelbar nach links vom Ansatze des Mesogastriums. — Etwas später sieht man sie dagegen in der unmittelbaren Nachbarschaft der großen Magenkurve im Mesogastrium selbst gelegen. — Auch die Zellen der Urodelenmilz sollen nach MAURER (1890) entodermalen Ursprungs sein; er giebt an, daß sie bei Siredon und Triton aus dem Verbande des Magenepithels auswandern. — Und ebenso läßt CHORONSHITZKY (A. 1900) bei Salamandra, Menobranchus und Siredon aus dem Darmentoderm stammende Zellen an der Bildung der Milz beteiligt sein, leitet aber die meisten freien, zwischen den fixen verzweigten Zellen liegenden Milzzellen vom Cölomepithel über der Milzanlage ab. WOIT (1897) dagegen behauptet, offenbar beeinflußt durch die Angaben KUPFFER's und getäuscht durch die nahen nachbarlichen Beziehungen zwischen Milz und Pankreas, daß die Milz der Urodelen aus dem Pankreas dorsale sich entwickle, eine genetische Beziehung, die CHORONSHITZKY (A. 1900) gewiß mit Recht in Abrede stellt. — Nach KOLLMANN (1900) beteiligt sich bei Siredon weder das Entoderm des Darmes noch die Zellen des Pankreas an der Bildung der Milz.

Sauropsiden.

Bei den Sauropsiden findet sich die erste Anlage der Milz wieder als eine Zellanhäufung unter dem an dieser Stelle verdickten Cölomepithelüberzuge des Mesoduodenums in unmittelbarer Nachbarschaft der Anlage des dorsalen Pankreas und der V. omphalo-mesenterica. Mit der Größenzunahme der Anlage springt sie wulstförmig gegen die Leibeshöhle zu vor und erstreckt sich allmählich immer weiter ins Mesogastrium hinein (Fig. 176). — Eine innigere nachbarliche Beziehung der Milz zum Pankreas erhält sich dabei nur bei den Schlangen.



Fig. 176. Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines Embryo von Anguis fragilis. *Mi.* Milz. *Mg.* Magen. *Mes.g.* Mesogastrium.

Auch für die Sauropsiden wurde, ersichtlich unter dem Eindrucke der Arbeiten KUPFFER's und MAURER's, eine Beteiligung entodermaler Elemente an dem Aufbau der Milz behauptet. — So läßt CHORONSHITZKY (A. 1900) bei Anguis fragilis Entodermzellen aus den ersten Pankreasknospen in das Gekröse, welches den Mutterboden für die Milzanlage bildet, einwandern und hält auch bei dieser Form ein Einwandern frei werdender Entodermzellen des Darmes in das Gekröse für wahrscheinlich, eine Einwanderung, die er bei jungen Hühnerembryonen direkt beobachtet haben will. — Dagegen leugnet derselbe Autor, WOIT (1897) gegenüber, der bei den Vögeln Pankreasknospen sich von ihrem Mutterboden abschnüren und in Milzgewebe umwandeln läßt, auf das entschiedenste eine direkte Beteiligung der Pankresanlage an der Bildung der Milz. — Nach CHORONSHITZKY (A. 1900) entsteht die Milz bei den Sauropsiden aus den Zellen des Gekröses unter lebhafter Beteiligung der Zellen des über der Milzanlage verdickten und Proliferationserscheinungen darbietenden Cölomepithelüberzuges. — Eine besonders hervorragende Beteiligung des Cölomepithels an dem Aufbau der Milz findet auch JANOSIK (1895) bei den Embryonen von Lacerta.

TONKOFF (1900) hat nun in allerneuester Zeit die Entwickelung der Milz bei Lacerta und einigen Vögeln untersucht und kommt zu dem Resultate, daß bei diesen Tieren eine Einwanderung von aus dem Darmepithel stammenden Zellen ins Gekröse absolut nicht nachgewiesen werden könne und daß somit die das Gekröse aufbauenden Zellen rein mesodermalen Ursprunges seien. — Die Milz entsteht aber hauptsächlich aus diesen Zellen unter gleichzeitiger Beteiligung des proliferierenden Cölomepithels über der Milzanlage, ohne daß dabei diese Proliferation eine energischere wäre als über anderen Stellen des Gekröses oder der mesodermalen Darmwand. — Eine Beteiligung der Pankreasanlage an der Bildung der Milz konnte TONKOFF ausschließen. — Nach diesem Autor ist somit die Milz der Sauropsiden ein Organ von rein mesodermaler Herkunft, eine Ansicht, der sich Verfasser auf Grund eigener Beobachtungen ebenfalls anschließt.

Mit dieser Ansicht stehen freilich die Angaben von GLAS (1900), der die Entwickelung der Milz von Tropidonotus untersucht hat, nicht im Einklang. — GLAS will bei den Embryonen dieses Tieres gefunden haben, daß sich die Milz, ähnlich wie dieses KUPFFER (1892) für Accipenser angegeben hat, durch Splenisation eines Teiles der dorsalen Pankreasanlage entwickle. — Diese Angabe muß jedoch mit der größten Reserve aufgenommen werden, weil schon durch die innigen nachbarlichen Beziehungen, die bei Tropidonotus zwischen den Anlagen der Milz und des Pankreas bestehen, eine Quelle für Beobachtungsfehler gegeben scheint und weil bei anderen Reptilienformen, wie bei Lacerta und Anguis, eine direkte Beteiligung der Pankreasanlage an der Bildung der Milz mit ziemlicher Sicherheit ausgeschlossen werden kann.

Säuger.

Bei den Säugern entsteht die Milz in ähnlicher Weise wie bei den Vögeln. — Sie erscheint hier als eine Zellanhäufung in dem an das Mesoduodenum anschließenden Teile des Mesogastriums in der Nachbarschaft des dorsalen Pankreas. — Auch zeigt sich das Cölomepithel über ihr wie bei den Vögeln verdickt und in Proliferation begriffen (TONKOFF 1900, KOLLMANN 1900). — Die Verdickung des Cölomepithels ist jedoch keineswegs, wie TOLDT (1889) angiebt, als die Anlage den Milz selbst zu betrachten. — Vielmehr sind es die dicht aneinander gelagerten Zellen des Gekröses unter der Verdickung, die die erste Anlage der Milz bilden (TONKOFF). — Jedenfalls beteiligen sich aber auch bei den Säugern zahlreiche aus dem Verbande des Cölomepithels austretende Zellen an dem Aufbau des Organes (CHORONSHITZKY A. 1900, TONKOFF 1900, KOLLMANN 1900).

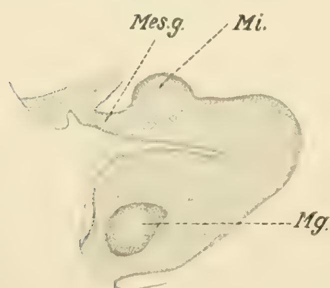


Fig. 177. Querschnitt durch Milzanlage und Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryo. Bezeichnungen wie in Fig. 176.

Schon kurze Zeit nach ihrem Auftreten sehen wir die Milz bei den meisten Säugetieren einen dem Mesogastrium anfsitzenden wulstförmigen Vorsprung bilden (Fig. 177), der sich in der Folge bedeutend vergrößert und allmählich bis auf die Stelle des späteren Hilus, wo die Blutgefäße in das Organ eintreten, vom Magengekröse abschnürt.

Ueber die rein mesodermale Herkunft des Milzgewebes der Säuger können wohl keine Zweifel bestehen. — Und wenn CHORONSHITZKY (1900) auch für die Säuger ein Auswandern von entodermalen Elementen aus dem Epithelverbande des Darmes in das Gekröse, in dem ja die Milz zur Entwickelung kommt, annimmt, so hat er doch keinerlei Thatsachen beobachtet, welche eine solche Annahme rechtfertigen würden. — Darüber aber, daß bei den Säugern die dorsale Pankreasanlage mit der Entwickelung der Milz nichts zu thun habe, bestehen keinerlei Meinungsdifferenzen.

Litteratur.

A. Arbeiten, welche die Entwickelung des Gefäfssystemes im allgemeinen behandeln, oder welche, obwohl sie die Entwickelung anderer Organsysteme betreffen, doch Angaben über das Gefäfssystem enthalten[1].

Allen, W. *Omphalo-mesenteric remains in Mammals. Journ. Anat. and Phys. Lond. Vol. XVII.* **1883.**

Billeter, J. *Beiträge zur Lehre von der Entstehung der Gefäfse. Inaug. Diss. Zürich.* **1860.**

Brachet, A. *Recherches sur le développement du coeur, des premières vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (Triton alpestris). Arch. d'anatom. micr. T. II.* **1898.**

Brauer, A. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwickelung der Exkretionsorgane. Zoologische Jahrb. Bd. XVI.* **1902.**

Cahall, W. C. *The Evolution of the circulatory Organs. The American Naturalist. Vol. XXV.* **1891.**

Choronshitzky, B. *Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anat. Hefte. Bd. XIII.* **1900.**

Endres, H. *Anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Studien über die formbildende Bedeutung des Blutgefäfsapparates. Arch. mikr. Anat. Bd. XL.* **1892.**

Eternod, A. C. F. *Premiers stades de la circulation sanguine dans l'oeuf et l'embryon humain. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**

Féré, C. *Vaisseaux omphalo-mésentériques. Bull. Soc. anat. Par.* **1878.**

Felix, W. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anatom. Hefte. Bd. VIII.* **1897.**

Field, M. M. *The Development of the Pronephros and segmental Duct in Amphibia. Bull. Mus. compar. Zool. Harvard College. Vol. XXI.* **1891.**

— *Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'Axolotl. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

— *Quelques mots sur la circulation dans la tête chez l'Axolotl. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

Grosser, O. *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Gefäfssystemes der Chiropteren. Anatom. Hefte. Bd. XVII. 1901.*

Hochstetter, F. *Entwickelungsgeschichte des Gefäfssystems. Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. I.* **1891**; *Bd. III.* **1893.**

— *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefäfssystems der Monotremen. Semon, Zoologische Forschungsreisen. Bd. II.* **1895.**

Hoffmann, C. K. *Zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäfse bei den Selachiern. Ein Betrag zur Kenntnis des unteren Keimblattes. Morpholog. Jahrb. Bd. XIX.* **1893.**

Houssay, F. *Quelques mots sur le développement du système circulatoire des vertébrés. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

— *Études d'embryologie sur les vertébrés. Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire. Arch. zool. exp. et gén. S. 3. T. I.* **1893.**

— *La métamérie de l'endoderme et du système vasculaire primitif dans la région postbranchiale du corps des vertébrés. C. R. Ac. sc. Paris* **1891** *und C. R. Soc. biol. Paris.* **1891.**

— *Sur la circulation embryonnaire dans la tête de l'Axolotl. C. R. Acad. sc. Paris. T. CXV.* **1892.**

Julin, Ch. *Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'Ammocetes (Petromyzon Planeri). Arch. biol. T. VII.* **1886.**

Janosik, J. *Le devéloppement des vaisseaux sanguins et des nerves du membre antérieurs chez l'homme et chez quelques autres animaux. Archives bohêmes de médecine. T. IV.* **1891.**

Kastschenko. *Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Arch. f. Anat. und. Phys.* **1887.**

Leboucq, M. *Sur le devéloppement des capillaires et des globules sanguins chez l'embryon. Bull. Soc. de médec. de Gand. T. XLII.* **1875.**

Lockwood, C. B. *Abstract of Lectures on the Development of the Organs of Circulation and Respiration, including the Pericardium, Diaphragm, and great Veins. British medical Journal.* **1888.**

— *The early Development of the Pericardium, Diaphragm and great Veins. Philos. Tr. R. Sc. London. Vol. CLXXIX.* **1889.**

---

[1] *Die in diesem Abschnitte des Litteraturverzeichnisses enthaltenen Arbeiten sind bei ihrer Erwähnung im Texte durch ein der Jahreszahl vorgesetztes A. gekennzeichnet.*

Macdonald, W. *On the Development of the vascular System of the Foetus in the Vertebrata, with the view to determine the true course of the Circulation through the Veins and Arteries of the human Foetus in Utero. Report 35. Meet. British Assoc. Adv. Sc.* ***1866.***
— *On foetal Circulation. Edinburgh* ***1868.***
Mall, F. P. *Development of the human coelom. Journ. of Morphol. Vol. XII.* ***1896.***
— *Development of the ventral abdominal walls in man. Journ. of Morphol. Vol. XIV.* ***1898.***
Marshall, A. M. and **Bles, E. J.** *The Development of the blood vessels in the frog. Studies biol. Labor. Owens College.* ***1890.***
Mayer, P. *Ueber die Entwickelung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mittl. d. zool. Station zu Neapel. Bd. VII.* ***1886—87.***
Prevost et **Lebert.** *Mémoires sur la formation des organes de la circulation et du sang dans les Batraciens. Ann. des sc. nat. 3. S. T. I.* ***1844.***
— — *Sur la formation des organes de la circulation et du sang dans l'embryon de Poulet. Ann. des sc. nat. 3. S. T. I.* ***1844****; T. II.* ***1844.***
— — *Note complémentaire du troisième Mémoire sur le développement des organes de la circulation et du sang dans l'embryon du Poulet. Ann. des sc. nat. 3. S. T. III.* ***1845.***
Platt, J. B. *A Contribution to the Morphology of the vertebrate Head based on a Study of Acanthias vulgaris. Journ. of Morphology. Vol. V.* ***1891.***
Popoff, E. *Die Dottersackgefäße des Huhnes. Wiesbaden* ***1894.***
Raffaele, F. *Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei. Mitth. d. zool. Station zu Neapel. Bd. X.* ***1892.***
Ravn, F. *Zur Entwickelung des Nabelstranges der weißen Maus. Arch. f. Anatom.* ***1894.***
Reichert, K. B. *Beobachtungen über die ersten Blutgefäße etc. bei Fischembryonen. Studien des physiolog. Instituts zu Breslau. Leipzig* ***1858.***
Rückert, J. *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VIII.* ***1888.***
Saint Ange, Martin. *Circulation du sang considérée chez le foetus de l'homme et comparativement dans les quatre classes des Vertébrés. Paris* ***1832.***
Schenk, S. *Ueber die Entwickelung des Herzens und der Pleuroperitonealhöhle in der Herzgegend. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math. nat. Kl.* ***1866.***
Schmidt, H. D. *On the Development of the smaller blood vessels in the human embryo. Monthly microsc. Journ. Vol. XIII.* ***1885.***
Semon, R. *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere, dargelegt an der Entwickelung dieses Organsysetms bei Ichthyophis glutinosus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXVI.* ***1891.***
— *Ueber die Embryonalhüllen und den Embryonalkreislauf der Amnioten. Verh. der Deutschen zool. Gesellsch. zu München.* ***1894.***
Sobotta. *Ueber Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. Verh. d. Anatom. Ges. zu Straßburg.* ***1894.***
Strahl, H. *Die Anlage des Gefäßsystems in der Keimscheibe von Lacerta agilis. Marburger Sitzungsberichte.* ***1883.***
Thoma, R. *Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefäßsystems. Stuttgart* ***1893.***
Thomson, Allen. *Ueber die Entwickelung des Gefäßsystems in dem Fötus der Wirbeltiere. Edinburgh new philosophical Journal. Vol. IX.* ***1830****; Frorieps Notizen.* ***1831*** *uod* ***1833.***
Virchow, H. *Ueber die Entwickelung des Gefäßbezirkes auf dem Selachier-Dottersack. Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde in Berlin.* ***1895.***
— *Dottersacknaht und primärer Kreislauf bei Scyllium. Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde in Berlin.* ***1897.***
Wenckebach, K. F. *The Development of the Blood corpuscles in the Embryo of Perca fluviatilis. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIX.* ***1885.***
Ziegenhagen. *Ueber das Gefäßsystem bei Salmonidenembryonen. Verh. der Anat. Ges. zu Straßburg.* ***1894.***
— *Ueber die Entwickelung der Cirkulation bei den Teleostiern, insbesondere bei Belone. Verh. der Anatom. Ges. zu Berlin.* ***1896.***
Ziegler, H. E. *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXX.* ***1887.***
Ziegler, H. E., und **Ziegler, E.** *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX.* ***1892.***

B. Arbeiten über die Entwickelung des Herzens[1].

Arnold, J. *Ein Beitrag zur normalen und pathologischen Entwickelungsgeschichte der Vorhofsscheidewand des Herzens. Virchow's Archiv. Bd. LI.* ***1870.***

Bernays, A. C. *Entwickelungsgeschichte der Atrioventricularklappen. Morphol. Jahrb. Bd. II.* ***1876.***

— *The Development of the ventricular Valves of the Heart and of the Walls of the Ventricles. New York Medical Record. Vol. XXXIV.* ***1888.***

Boas, J. E. V. *Ueber den Conus arteriosus von Butirinus und anderer Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. VI.* ***1880.***

Born, G. *Ueber die Bildung der Klappen, Ostien und Scheidewände im Säugetierherzen. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugetierherzens. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIII.* ***1889.***

Bruch, C. *Ueber den Schliefsungsprozefs des Foramen ovale bei Menschen und Säugetieren. Abh. Senckenberg. naturf. Ges.* ***1863.***

Faur, G. *Étude physiologique des premiers stades de développement du coeur embryonnaire du poulet. Recherches expérimentales. Arch. ital. biol. T. XIII.* ***1890.***

Gegenbaur, C. *Zur vergleichenden Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. II.* ***1866.***

— *Ueber den Conus arteriosus der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XVII.* ***1894.***

Gibson, G. A. *The Thickness of the Walls of the Heart during foetal life. Verh. d. X. internat. med. Kongr. Berlin Bd. II.* ***1891.***

— *Some Deductions from a Study of the Development of the Heart. Edinburgh Medical Journ. No. 449.* ***1892.***

Greil, A. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierherzens*[2]*.*

Grosser, O. *Ueber die Persistenz der linken Sinusklappe an der hinteren Hohlvene bei einigen Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XII.* ***1896.***

Handyside, P. D. *On Traces in the adult Heart of its Transitions in Form during foetal Life. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. VI.* ***1869.***

His, W. *Ueber die Entwickelung der Form und der Abteilungen des Herzens. Congrès périod. internat. des sc. méd. C. R. 1884. Copenhague 1886. I. Section d'anatomie.*

— *Beiträge zur Anatomie des menschlichen Herzens. Leipzig, Vogel,* ***1886.***

Hochstetter, F. *Ueber die Pars membranacea septi. Vortrag, gehalten in der wissenschafllichen Aerztegesellschaft zu Innsbruck. Wiener klinische Wochenschrift.* ***1898.***

Hoyer, H. *Zur Morphologie des Fischherzens. Bull. international de l'Académie des sc. de Cracovie.* ***1900.***

Langer, A. *Ueber die Entwickelungsgeschichte des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXI.* ***1894.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Bulbus cordis bei Vögeln und Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. XXII.* ***1895.***

Lindes, G. *Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Herzens. Dissertation. Dorpat.* ***1865.***

Lockwood, C. B. *Development of the Heart. British medical Journ. No. 1457.* ***1888.***

Masius, J. *Quelques notes sur le développement du coeur chez le Poulet. Arch. biol. T. IX.* ***1889.***

Quénu, E. *Développement du coeur et du péricard. Paris* ***1883.***

Ramström, M. *Bidrag till septi atriorum cordis utvecklingshistoria. Upsala läkareför. Förhandl. Ny Följd Bd. III.* ***1898.***

Röse, C. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Herzens. Inaug.-Diss. Heidelberg.* ***1888.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Säugetierherzens. Morphol. Jahrb. Bd. XV.* ***1889,***

— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. XVI.* ***1890.***

Rokitansky. *Ueber Defect der Scheidewand der Vorhöfe. Wiener medic. Jahrb.* ***1871.***

— *Die Defecte der Scheidewände des Herzens. Wien* ***1875.***

Schmidt, F. *Bidrag till kundskaben om hjertets utviklingshistorie. Nord. med. Ark. Stockholm. Bd. II.* ***1870.***

Tonge, Morris. *On the Development of the semilunar Valves of the Aorta and Pulmonary Artery of the Heart of the Chick. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLIX.* ***1870.***

---

1) Die Arbeiten über die erste Anlage des Wirbeltierherzens sind bereits in der Litteraturübersicht zu Kapitel 5, Bd. I, angeführt.

2) Der erste Teil „Reptilien" dieser im Innsbrucker anatom. Institute ausgeführten Arbeit wird demnächst im morphologischen Jahrbuche veröffentlicht werden.

Vaerst, G. *Ueber Vorkommen, anatomische und histologische Entwickelung, sowie physiologische Bedeutung der Herzknochen bei Wiederkäuern. Erlanger Inaug.-Diss. Leipzig* ***1886*** *und Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin und vergl. Path. Bd. XIII.*

C. Arbeiten über die Entwickelung des Herzbeutels und des Zwerchfelles.

Bertelli, D. *Pieghe dei reni primitivi nei Rettili. Contributo allo sviluppo del diaframma. Atti della Soc. Toscana di science naturali Pisa. Memorie Vol. XV.* ***1896.***

— *Pieghe dei reni primitivi. Contributo alla morfologia ed allo sviluppo del diaframma. Atti della Soc. Toscana di sc. naturali Pisa. Memorie Vol. XVI.* ***1898.***

— *Sullo sviluppo del diaframma dorsale nel Pollo. Nota preventiva. Monit. zool. ital. Anno IX.* ***1898.***

— *Contributo alla morfologia ed allo sviluppo del diaframma ornitico. Monit. zool. ital. Anno IX.* ***1898.***

Blaschek, A. *Untersuchung über Herz, Pericard, Endocard und Pericardialhöhle. Mitt. a. d. embryol. Inst. d. Univ. Wien.* ***1885.***

Brachet, A. *Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique del' Axolotl et de l'arrière cavité du péritoine chez les Mammifères (Lapin). Arch. de biol. T. XIII.* ***1895.***

— *Sur le développement de la cavité hepato-entérique chez les Amphibiens. Anat. Anz. Bd. XI.* ***1896.***

— *Recherches sur le développement du diaphragme et du foie chez le lapin. Journ. de l'anat. et phys. Par. T. XXXI.* ***1895.***

— *Recherches sur l'évolution de la portion céphalique des cavités pleurales et sur le développement de la membrane pleuro-péricardique. Journ. de l'anat. et phys. Par. T. XXXIII.* ***1897.***

— *Die Entwickelung der grofsen Körperhöhlen und ihre Trennung von einander. (Pericardial-, Pleural- und Peritonealhöhle.) — Die Entwickelung der Pleuropericardialmembran und des Zwerchfelles. Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. VII.* ***1897.***

Brouha, M. *Recherches sur le développement du foie, du pancréas, de la cloison mésentérique et des cavités hépato-entériques chez les Oiseaux. Journ. de l'anat. et phys. Par. T. XXXIV.* ***1898.***

Butler, G., W. *On the Subdivision of the Body Cavity in Lizards, Crocodiles and Birds. Proz. zool. Soc. London.* ***1889.***

— *On the Subdivision of the Body Cavity in Snakes. Proz. zool. Soc. London.* ***1892.***

Cadiat. *Du développement de la portion céphalo-thoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des plèvres, du péricarde, du pharynx et de l'oesophague. Journ. de l'anat. et phys. Par.* ***1878.***

Faber. *Ueber den angeborenen Mangel des Herzbeutels in anatomischer, entwickelungsgeschichtlicher und klinischer Beziehung. Virchow's Arch. Bd. LXXIV.* ***1878.***

Giglio-Tos. *Sull'omologia tra il diaframma degli Anfibi anuri e quello dei Mammiferi. Atli. R. Accad. sc. Torino. Vol. XXIX.* ***1894.***

Guinard. *Note sur le développement du diaphragme. Lyon médical. No. 29.* ***1889.***

His, W. *Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. Anat. u. Phys.* ***1881.***

Hochstetter, F. *Ueber das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***

— *Ueber partielle und totale Scheidewandbildung zwischen Pleurahöhle und Peritonealhöhle bei einigen Sauriern. Morpholog. Jahrb. Bd. XXVII.* ***1899.***

— *Ueber die Entstehung der Scheidewand zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle und über die Bildung des Canalis pericardiaco-peritonealis bei Embryonen von Acanthias vulgaris. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIX.* ***1900.***

Lockwood, C. B. *The early Development of the Pericardium, Diaphragm and great Veins. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXXIX.* ***1889.***

Mall, P. *Development of the lesser peritoneal Cavity in Birds and Mammals. Journ. Morphol. Boston. Vol. V.* ***1891.***

— *On the development of the human diaphragm. Proc. of the Assoc. of American Anatomists.* ***1900.***

Mathes, P. *Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIII.* ***1895.***

Ravn, E. *Vorläufige Mitteilung über die Richtung der Scheidewand zwischen Brust- und und Bauchhöhle in Säugetierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VII.* ***1887—88.***

— *Ueber die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugetierembryonen. Arch. Anat. und Phys.* ***1889.***

— *Bemerkungen über die mesodermfreie Zone in der Keimscheibe der Eidechse. Anat. Anz. Bd. IV.* ***1889.***

Ravn, E. *Untersuchungen über die Entwickelung des Diaphragmas und der benachbarten Organe bei den Wirbeltieren. Arch. Anat. u. Phys.* **1889.**
— *Ueber das Proamnion, besonders bei der Maus. — Studien über die Entwickelung des Zwerchfells und der benachbarten Organe bei den Wirbeltieren. Arch. Anat. und Phys.* **1895.**
— *Die Bildung des Septum transversum beim Hühnerembryo. Arch. Anat. und Phys.* **1896.**
— *Ueber die Entwickelung des Septum transversum. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**
Stoss, A. *Untersuchungen über die Entwickelung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafembryonen. Inaug.-Diss. Leipzig.* **1892.**
Strahl, H. u. Carius, F. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Arch. Anat. und Phys.* **1889.**
Swaen, A. *Recherches sur le développement du foie, du tube digestive, de l'arrière cavité, du péritoine et du mésentère, 1. et 2. partie. Journ. de l'anat. et phys. Par.* **1896, 1897.**
Uskow, N. *Ueber die Entwickelung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Cöloms. Arch. mikr. Anat. Bd. XXII.* **1883.**
Waldeyer, W. *Ueber die Beziehungen der Hernia diaphragmatica congenita zur Entwickelungsweise des Zwerchfelles. Deutsche med. Wochenschrift.* **1884.**

D. Entwickelung des Arteriensystems.

Ayers, H. *The morphology of the carotids based on a study of the blood vessels of Chlamydoselachus anguineus (Garman). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College Vol. XVII.* **1889.**
Aschoff, A. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Arterien beim menschlichen Embryo. Morphol. Arb. Bd. II.* **1892.**
Allis Phelps, E. *The Pseudobranchial Circulation in Amia calva. Zool. Jbr. Bd. XIV.* **1900.**
v. Baer, E. K. *Ueber die Kiemen und Kiemengefäfse in den Embryonen der Wirbeltiere. Meckel's Arch.* **1827.**
Beauregard. *L'artère carotide interne des Ruminants. Assoc. franç. pour l'avanc. d. sc. C. R.* **1892.**
Bemmelen, J. F. van. *Entwikkeling en metamorphose der kieuw of vesceralspalten en der aortenbogen bij Embryonen van Tropidonotus natrix en Lacerta muralis. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam. Afd. Naturk.* **1885.**
— *Over te beteekenis en te verwantschap der groote Arterien, die bij Reptilien vant hart naar den kop opstiegen. Tijdschr. d. Neederl. Dierkund. Vereenig. R. II. Deel 1.* **1886.**
— *Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. Jahrg. IX.* **1886.**
— *Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien. I. anat. Teil. Mededeelingen tot de Dierkunde, Tijdschr. van het Genotschap Natura artis magistra te Amsterdam.* **1887.**
— *Over de kieuwspleten en hare overblyfseln bij de Hagedissen. Donders Festbundel van het Ned. Tijdschr. voor Geneeskunde.* **1888.**
— *Ueber die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889.**
— *On the Development of the branchial Pouces and aortic Arches in Marine Turtles from Investigations upon Embryos of Chelonia. Ann. and Mag. Nat. Hist. S. 6. Vol. XII.* **1893.**
— *Ueber die Entwickelung der Kiementaschen und der Aortabogen bei den Seeschildkröten, untersucht an Embryonen von Chelonia viridis. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
Boas, J. E. V. *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. VII.* **1882.**
— *Beiträge zur Angiologie der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.* **1883.**
— *Ueber die Arterienbogen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIII.* **1888,**
Brandt, E. *Ueber einen eigentümlichen, später meist obliterierenden Ductus caroticus der gemeinen Kreuzotter (Pelias berus). Mélanges biologiques. T. V.* **1865.**
— *Ueber den Ductus caroticus der lebendiggebärenden Eidechse (Lacerta crocea s. Zootoca vivipara). Mélanges biologiques. T. VI.* **1867.**
— *Ueber den Ductus caroticus des mississippischen Alligators. Bull. Acad. St. Pétersb. Bd. XVII.* **1872.**
Bremer, S. L. *On the origin of the Pulmonary Arteries in Mamals. The American Journ. of Anat. Vol. I.* **1902.**
Brenner, A. *Ueber das Verhältnis des N. laryngeus inferior vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lungen atmenden Wirbeltiere. Arch. Anat. und Phys.* **1883.**

Broom, B. *On the arterial arches and great veins in the foetal Marsupials. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XXXII. (N. S. Vol. XII.).* ***1898.***

Cannien, A. *L'aorte est formée par le troisième arc vasculaire et non par le quatrième et l'artère pulmonaire, ainsi que le ligament de Botal par le quatrième et non par le cinquième. Bibliogr. anat.* ***1896.***

Davenport, C. B. *Note on the Carotids and the Ductus Botalli of the Alligator. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. XXIV.* ***1893.***

Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VII. Entstehung und Differenzierung des Zungenbeins und Kieferapparates der Selachier. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. VI.* ***1885—86.***

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. VII.* ***1886—87.***

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIII. Ueber Nerven und Gefäfse bei Ammocoetes und Petromyzon. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. VIII.* ***1888.***

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. IX.* ***1889—91.***

Frederic, J. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Aorta descendens beim Menschen. Inaug.-Diss. Strafsburg* ***1898.***

Froriep, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule etc. Arch. f. Anat. und Phys.* ***1886.***

Hochstetter, F. *Ueber den Ursprung der Arteria subclavia der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd. XVI.* ***1890.***

— *Ueber die Entwickelung der A. vertebralis beim Kaninchen nebst Bemerkungen über die Entstehung der Ansa Vieussenii. Morphol. Jahrb. Bd. XVI.* ***1890*.***

— *Ueber die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmafse des Menschen und der Säugetiere, nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Endäste der Aorta abdominalis. Morphol. Jahrb. Bd. XVI.* ***1890†.***

— *Ueber die Arterien des Darmkanales der Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. XXVI.* ***1898.***

— *Ueber Varietäten der Aortenbogen, Aortenwurzeln und der von ihnen entspringenden Arterien bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX.* ***1901.***

Huschke. *Ueber die Kiemenbogen und Kiemengefäfse beim bebrüteten Hühnchen. Isis. Bd. XX.* ***1827.***

Hyrtl, J. *Das arterielle Gefäfssystem der Rochen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl.* ***1858.***

— *Die Kopfarterien der Haifische. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl.* ***1872.***

Jourdain, G. *The transformation of the Aortic Arches in the Frog. Ann. and Mag. Nat. Hist. S. 6. Vol. XIV.* ***1894.***

— *Transformations des arcs aortiques chez la grenouille. C. R. Acad. d. sc. de Paris. T. CXIX.* ***1894.***

Julin, Ch. *Des origines de l'aorte et des carotides chez les poissons Cyclostomes (Communication preliminaire). Anat. Anz. Bd. II.* ***1887.***

Koster, W. *Die Arteriae bronchiales in ihrer embryogenetischen und pathogenetischen Bedeutung. Vorl. Mitt. Med. Centralbl. Bd. VIII.* ***1870.***

— *Over de embryonale afkomst der Arteriae branchiales. Proc. verb. v. d. Vergad. d. K. Akad. v. Wetensch. Afd. Naturk. Amsterdam* ***1869—70.***

Lockwood, C. B. *On the development of the arteries of the abdomen and their relation to the peritoneum. Proc. R. Soc. London. Vol. XXXVIII.* ***1884.***

Macalister. *The Morphology of the Arterial System in Man. Journ. Anat. aud Phys. Vol. XX.* ***1886.***

Mackay, J. Y. *The Development of the branchial Arterial Arches in Birds, with special Reference to the Origin of the Subclavians and Carotids. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXXIX.* ***1889.***

— *The Arterial System of Vertebrates homologically considered. Memoirs and Memoranda in Anatomy. Vol. I.* ***1889.***

Mall, F. P. *Entwickelung der Branchialbogen des Hühnchens. Arch. f. Anat. und Phys.* ***1887.***

— *Development of the internal mammary and deep epigastric arteries in Man. John Hopkins Hospital. Bull.* ***1898.***

Martin, H. *Recherches anatomiques et embryologiques sur les artères coronaires du coeur chez les vertébrés. Paris* ***1894.***

— *Note sur le premier développement des artères coronaires cardiaques chez l'embryon du lapin. C. R. Soc. biol. S. 9. T. VI.* ***1894.***

Maurer, F. *Die Kiemen und ihre Gefäfse bei Urodelen und Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. XIII.* ***1888.***

Maurer, F. *Die Kiemen und ihre Gefäfse bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Aortenbogen bei Teleostiern. Morphol. Jahrb. Bd. XIV.* ***1888*.***

Müller, F. W. *Ueber die Entwickelung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie" und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus. Arch. mikr. Anat. Bd. IL.* ***1897.***

Picchini, L. *Sviluppo dell arteria pulmonare e dell'aorta, rapporto tra il diametro dell'uno e dell'altro vaso. Il Morgaqui XXXIII. Napoli* ***1891.***

Rathke, H. *Ueber die Entwickelung der Arterien, welche bei den Säugetieren von dem Bogen der Aorta ausgehen. Arch. f. Anat. u. Phys.* ***1843.***

— *Ueber die Carotiden der Schlangen. Denkschr. Wien. Ak. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. XI.* ***1856.***

— *Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier. Denkschr. Wiener Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. XIII.* ***1857.***

— *Bemerkungen über die Entstehung der bei manchen Vögeln und den Krokodilen vorkommenden unpaaren gemeinschaftlichen Carotis. Arch. f. Anat. und Phys.* ***1858.***

— *Kiemen bei Vögeln. Isis. Bd. XVIII.* ***1825.***

Ravn, E. *Ueber die A. omphalo-mesenterica der Ratten und Mäuse. Anat. Anz. Bd. IX.* ***1894.***

Sabatier. *Observations sur les transformations du système aortique dans la série des Vertébrés. Ann. des sc. nat. S. 5. T. XIX.* ***1874.***

Schwalbe, G. *Ueber Wachstumsverschiebungen und ihren Einflufs auf die Gestaltung des Arteriensystems. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XII.* ***1878.***

Sterzi, G. *Sopra lo sviluppo delle arterie della midolla spinale. Verh. d. Anatom. Gesellsch. zu Pavia.* ***1900.***

Türstig, J. *Untersuchungen über die Entwickelung der primitiven Aorten mit besonderer Berücksichtigung der Beziehungen derselben zu den Anlagen des Herzens. Schriften, herausg. v. d. Naturf. Ges. bei der Univ. Dorpat. Bd. I.* ***1884.***

— *Mitteilungen über die Entwickelung der primitiven Aorten nach Untersuchungen an Hühnerembryonen. Inaug.-Diss. Dorpat* ***1886.***

Valenti, G. e d'Abundo, G. *Sulla vascolarisazione cerebrale di alcuni mammiferi in varie epoche della vita embrionale ed estrauterina. Atti d. Soc. Toscana di sc. nat. Vol. XI.* ***1891.***

Vialleton, L. *Développement des aortes postérieures chez l'embryon de poulet. C. R. Soc. biol. Paris. S. 9. T. III.* ***1891,***

— *Développement des aortes chez l'embryon de poulet. Journ. de l'anat. et phys. T. XXVIII.* ***1892.***

Young, A. H. *On the termination of the Mammalian Aorta, with Observations on the Homologies of the Pelvic Arteries. Studies in Anatomy fr. the Owens College Manchester. Vol. I.* ***1891.***

Young, A. H. and **Robinson, A.** *The Development and Morphology of the vascular System in Mammals. — The posterior end of the Aorta. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXII.* ***1898.***

Zimmermann, W. *Ueber die Kiemenarterienbogen des Menschen. Verh. des X. intern. med. Kongr. Berlin* ***1890.*** *Bd. II. Abt. I.*

— *Ueber einen zwischen Aorten- und Pulmonalbogen gelegenen Kiemenarterienbogen beim Kaninchen. Anat. Anz. Bd. IV.* ***1889.***

Zuckerkandl, E. *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes, 1 und 2. Anat. Hefte. H. 11 und 15.* ***1894*** *und* ***1895.***

— *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Unterschenkels. Anat. Hefte. H. 15.* ***1895*.***

E. Arbeiten über die Entwickelung des Venensystems.

v. Bardeleben, K. *Die Hauptvene des Armes, Vena capitalis brachii. Ueber die Entwickelung der Extremitätsvenen des Menschen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIV.* ***1879.***

Duval, M. *A propos des veines ombilicales. Bull. soc. biol. Paris.* ***1889.***

Gosset, A. *Contribution à l'étude du développement de la veine cave inférieur et des veines renales. Bull. Soc. anat. Paris. Année 73. S. 5. T. XII.* ***1898.***

Grosser, O. und Brezina, E. *Ueber die Entwickelung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII.* ***1895.***

Hahn, H. *Ueber Duplicität im Gebiete der oberen und unteren Hohlvene und ihre Beziehung zur Entwickelungsgeschichte. Inaug.-Diss. München* ***1895.***

Hochstetter, F. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morpholog. Jahrb. Bd. XIII.* ***1888.***

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 1. Vögel. Morpholog. Jahrb. Bd. XIII.* ***1888*.***

Hochstetter, F. *Ueber die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugetieren. Anat. Anz. Bd. II.* ***1887.***
— *Ueber den Einfluſs der Entwickelung der bleibenden Niere auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***
— *Ueber die Entwickelung der Extremitätsvenen bei den Amnioten. Morpholog. Jahrb. Bd. XVII.* ***1891.***
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 2. Reptilien (Tropidonotus, Lacerta). Morpholog. Jahrb. Bd. XIX.* ***1892.***
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 3. Säuger. Morpholog. Jahrb. Bd. XX.* ***1893.***
— *Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. III.* ***1893*.***
— *Ueber die Entwickelung der Abdominalvene bei Salamandra maculata. Morpholog. Jahrb. Bd. XXI.* ***1894.***
— *Zur Entwickelung der Venae spermaticae. Anat. Hefte.* ***1898.***
— *Bemerkungen zu Zumstein's Arbeit „über die Entwickelung der V. cava inferior beim Maulwurfe und bei dem Kaninchen"- Anat. Hefte. H. 33. Bd. X.* ***1898.***
Hoffmann, C. K. *Bijdrage tot de kennis der entwikkelingsgeschiedenis van het ader lijke bloedvatenstelsel bij de Reptilien. Natuurk. Verh. Kon. Akad. v. Wetenschapen* ***1890.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morpholog. Jahrb. Bd. XX.* ***1893.***
Kerschner, L. *Zur Morphologie der V. cava inferior. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***
— *Nochmals zur Morphologie der V. cava inferior. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***
Marshall, J. *On the development of the great anterior veins in man and remnants of foetal structure found in the adult, a comparative view of these great veins in the different Mammalia, and an analysis of their occasional pecularities in the human subjet. Phil. Trans. R. Soc. London.* ***1850.***
Mc. Clure, Ch. F. W. *The Variations of the venous System in Didelphys virginiana. Anat. Anz. Bd. XVIII.* ***1900.***
Minot, Ch. S. *On the veins of the Wolffian bodies in the pig. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XXVIII.* ***1898.***
— *The veins of the Wolffian body. Science. N. S. Vol. VII.*
Parker, G. H. *and* **Tozier, C. H.** *The thoracique Derivates of the post. cardinal Veines in Swine. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College.* ***1898.***
Peé, P. van. *Note sur le développement du système veineux du foie chez les embryons de lapin. Journ. de l'anat. et phys. Paris. T. XXXV.* ***1899.***
Phisalix, C. *Mécanisme de certaines transformations dans la circulation veineuse de l'embryon humain. Verh. d. X. intern. Kongr. Berlin* ***1890.***
— *Sur un mécanisme de transformation de la circulation veineuse chez l'embryon humain. C. R. Soc. biol. Paris. S. 9. T. II.* ***1890.***
Rabl, C. *Ueber die Entwickelung des Venensystems der Selachier. Festschr. z. 70. Geburtstag R. Leuckart's.* ***1892.***
Rathke, H. *Ueber die früheste Form und die Entwickelung des Venensystems und der Lungen beim Schafe. Meckel's Archiv.* ***1830.***
— *Ueber die Bildung der Pfortader- und Lebervenen bei Säugetieren. Meckel's Archiv.* ***1830.***
— *Ueber den Bau und die Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. 3. Bericht über das Naturw. Seminar zu Königsberg.* ***1838.***
Robinson, A. *Abnormalities of the venous system and their relation to the development of veins. Studies in Anatomy from the Anat. Depart. of the Owens College Manchester. Vol. I.* ***1891.***
Salzer, H. *Ueber die Entwickelung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIII.* ***1895.***
Shore, Th. W. *On the development of the renal portals and fate of the posterior cardinal veins in the Frog. Journ. Anat. u. Physiol. London. Vol. XXXVI.* ***1901.***
Stark, G. C. *De venae azygos natura, vi atque munere. Leipzig.*
Wertheimer, E. *Recherches sur la veine ombilicate. Journ. de l'anat. et phys. Paris. Bd. XXII.* ***1886.***
— *Développement du foie et du système porte abdominal. Lille* ***1883.***
Zumstein, J. *Zur Anatomie und Entwickelung des Venensystems des Menschen. Anat. Hefte. H. 19. u. 20. Bd. VI.* ***1896.***
— *Zur Entwickelung des Venensystems bei dem Meerschweinchen. Anat. Hefte. Bd. VIII.* ***1897.***
— *Ueber die Entwickelung der Vena cava inferior bei dem Maulwurfe und bei dem Kaninchen. Anat. Hefte. H. 32.* ***1898.***

F. Arbeiten über die Entwickelung des Lymphgefässsystems.

Bréchet. *Le système lymphatique. Paris* ***1836.***
Budge, A. *Ueber ein Kanalsystem im Mesoderm von Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch.* ***1880.***
— *Ueber das dem zweiten Blutkreislaufe entsprechende Lymphgefässsystem bei Hühnerembryonen. Centralbl. f. d. med. Wissensch.* ***1881.***
— *Ueber Lymphherzen bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys.* ***1882.***
— *Untersuchungen über die Entwickelung des Lymphsystemes beim Hühnerembryo. Arch. f. Anat. und Phys.* ***1887.***
Chievitz. *Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen im erwachsenen und fötalen Zustand. Arch. f. Anat. und Phys.* ***1881.***
Conil. *Contribution à l'étude du développement des ganglions lymphatiques. Thèse de Bordeaux.* ***1890.***
Creighton. *A system of perivascular lymphatic glands and capsules in the unites Amnion Allantois of the Chick. Journ. Anat. a. Phys. Vol. XXXIII.* ***1899.***
Gulland. *The development of adenoid tissue with special reference to tonsill and thymus. Rep. Labor. R. Coll. Physicians. Vol. III. Edinburgh* ***1891.***
— *The development of lymphatic glands. Journ. of Pathol. V. II. Edinburgh* ***1894.***
Gulland, G. Lovell. *The development of lymphatic glands. Rep. Labor. of the R. Coll. of Physicians Edinburgh. Vol. V.* ***1894.***
Jourdain, L. *Sur le système lymphatique des têtardes de grenouilles. C. R. Acad. sc. Paris. T. XCVI.* ***1883.***
Klein. *The Anatomy of the Lymphatic System. London* ***1873—75.***
Orth, J. *Untersuchungen über Lymphdrüsenentwickelung. Inaug.-Diss. Bonn* ***1879.***
Ranvier, L. *Développement des vaisseaux lymphatiques. C. R. Acad. sc. Paris. T. CXXI.* ***1895.***
— *La théorie de la confluence des lymphatiques et le développement des ganglions lymphatiques. C. R. Acad. sc. Paris. T. CXXIII.* ***1896.***
— *Aberration et repression des lymphatiques en voie de développement. C. R. Acad. sc. Paris. T. CXXII.* ***1896.***
— *Morphologie et développement des vaisseaux lymphatiques chez les mammifères. Arch. de l'anat. microsc. T. I.* ***1897—98.***
Retterer, E. *Sur le premier développement des ganglions lymphatiques. C. R. Soc. biol. Paris. T. LII.* ***1900.***
— *Structure et évolution des ganglions lymphatiques du cobaye. C. R. Soc. biol. Paris. T. LII.* ***1900.***
Sala, L. *Sullo sviluppo dei cuori linfatici e dei dotti toracici nell'embrione di pollo (Nota preventiva). Monitore zool. Ital. Vol. X.* ***1899.***
— *Sullo sviluppo dei cuori linfatici e dei dotti toracici nell'embrione di pollo. Roma* ***1900.***
Saxer. *Ueber die Entwickelung und den Bau normaler Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen. Anat. Hefte. Bd. VI.* ***1896.***
Sertoli. *Ueber die Entwickelung der Lymphdrüsen. Sitzungsber. der K. Akad. der Wissensch. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. LIV.* ***1866.***
Weliky. *Ueber die Anwesenheit vielzähliger Lymphherzen bei den Froschlarven. Zool. Anz.* ***1866.***

G. Arbeiten über Entwickelung der Milz.

Choronshitzky, B. *Entstehung der Milz und des dorsalen Pankreas beim Necturus. C. R. XII. Congrès intern. méd. Moscou* ***1897.*** *Vol. II.* ***1899.***
Glas, E. *Ueber die Entwickelung der Milz bei Tropidonotus natrix. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. CIX.* ***1900.***
Gray. *On the development of the ductless glands in the Chick. Phil. Trans. R. Soc. London* ***1852.***
Janosik, J. *Le pancréas et la rate. Bibliogr. anat. T. III.* ***1895.***
Kollmann, J. *Die Entwickelung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und in dem Prozessus vermiformis. Die Entwickelung der Tonsillen und die Entwickelung der Milz. Arch. f. Anat. u. Phys.* ***1900.***
Kraaz, A. *Zur Entstehung der Milz. Inaug.-Diss. Marburg* ***1897.***
Kupffer, C. v. *Ueber die Entwickelung von Milz und Pankreas. Vortr., geh. in der Gesellsch. für Morphol. und Physiol. zu München. Münchener med. Wochenschr. Jahrg. 39.* ***1892.***
— *Ueber die Entwickelung der Milz und Pankreas. Münchener med. Abh. 7. Reihe. Arbeiten aus den Anatom. Instituten. Heft 4. München* ***1892.***

Kupffer, C. v. *Ueber das Pankreas bei Ammocoetes. Sitzungsber. der Ges. f. Morphol. München.* **1893.**
Laguesse, E. G. *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Thèse. Paris* **1860.**
— *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journal de l'anat. et phys. T. XXVI.* **1890.**
— *Sur le developpement de la rate des poissons osseux. C. R. Soc. biol. Paris. S. 8. T. IV.* **1887.**
— *Note sur le développement des veines dans la rate. C. R. Soc. biol. Paris. S. 9. T. II.* **1890.**
— *Développement du tissu réticulé dans la rate. C. R. Soc. biol. Paris. S. 9. T. III.* **1891.**
— *Le tissu splénique et son développement. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.**
— *Note sur le développement histologique de la rate des poissons. C. R. Soc. biol. Paris. T. V. S. 8.* **1888.**
— *La rate est-elle d'origine entodermique ou mesodermique? Bibliogr. anat. T. II.* **1894.**
Maurer, F. *Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XVI.* **1890.**
Müller, W. *Die Milz. Stricker's Handbuch der Histologie.*
Peremeschko. *Ueber die Entwickelung der Milz. Sitzungsberichte der K. Akad. der Wissensch. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. LVI.* **1867.**
Phisalix. *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les Ichthyopsides. Arch. zool. exp. et gén.* **1885.**
Piper, H. *Die Entwickelung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. Historische kritische Studie. Inaug.-Diss. Freiburg i. B.* **1902.**
Ruffini. *Sullo sviluppo della milza nella Rana esculenta. Monit. zool. ital. Vol. X.* **1899.**
Stöhr. Ph. *Ueber die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temporaria. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIII.* **1895.**
Toldt, C. *Die Darmgekröse und Netze im gesetzmäfsigen und gesetzwidrigen Zustande. Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-nat. Kl.* **1889.**
Tonkoff, W. *Zur Entwickelung der Milz bei Vögeln (vorl. Mitt.). Anat. Anz. Bd. XVI.* **1899.**
— *Die Entwickelung der Milz bei den Amnioten. Arch. mikr. Anat. Bd. LVI.* **1900.**
Woit, O. *Zur Entwickelung der Milz. Anat. Hefte. Bd. IX.* **1897.**

Fünftes Kapitel.

Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts.

Von

Hermann Braus (Heidelberg).

Einleitung.

Die große Thatsachenfülle, welche über die Entwickelung der Extremitätenbildungen der Vertebraten bekannt ist, steht in einem gewissen Mißverhältnis zu der Sicherheit der Schlüsse, welche in theoretischer Hinsicht aus dem vorhandenen Material zu ziehen sind. Unter den mannigfachen Beobachtungen über die Entwickelungsvorgänge derselben oder ähnlicher Formzustände bei verschiedenen Objekten befinden sich manchmal solche, welche sich scheinbar gegenseitig aufheben und doch hinreichend durch das Zeugnis gewissenhafter Forscher beglaubigt sind. Wenn auch stets solche Fälle zu immer wieder erneuter Nachprüfung aneifern müssen, so ist es doch keineswegs genug, die eine Thatsache zu vertreten und die Zuverlässigkeit der Beobachtung entgegengesetzter Fälle zu bezweifeln. Es ergiebt sich vielmehr mit Notwendigkeit der Schluß, daß unsere morphologischen Beobachtungsmittel in verschiedener Beziehung unzureichende sind. Speciell in der Entwickelungsgeschichte des Skelettes (aber auch bei anderen Organen) stockt die kritische Abschätzung der Befunde häufig an dem Punkt, daß die Frühanlage der Elemente, wie sie uns im Präparat sichtbar wird, doch nicht als die Stätte der ersten Differenzierung strikte erwiesen ist. Es ist denkbar und erscheint nicht aussichtslos, die histiogenetischen Bahnen nachzuweisen, welche das skeletogene Material von seiner ersten Differenzierung an durchwandelt (allerdings mit subtileren Methoden als den bisher gebräuchlichen), und höchst wahrscheinlich dürfte sich dabei die jetzt als Stätte ersten Auftauchens bekannte Lokalität durch die Embryonalanalyse in vielen Fällen nur als ein späterer Durchgangspunkt erweisen.

Ist also die Lösung der vielen auf dem Extremitätenkapitel zur Zeit noch lastenden Probleme vielfach der Zukunft zugewiesen, so ist es um so mehr die Aufgabe dieses Aufsatzes, den Schwerpunkt auf den Bericht über die bisher bekannten Thatsachen und die kritische Sichtung derselben zu legen. Das Theoretische findet nur insoweit Berücksicktigung, um zu zeigen, in welcher Art das vor-

handene Material für Schlußfolgerungen verwendet wurde[1]) und verwendbar ist. Gerade darin besteht — trotz des oft fühlbaren Mangels befriedigender Lösungen — ein ganz besonderer Reiz so viel umstrittener, nie veralteter Gebiete, wie es dasjenige der Extremitäten ist, daß jeweils das ganze Rüstzeug der Wissenschaft bei ihrer Behandlung versucht wurde, und daß somit dem Forscher Gelegenheit gegeben ist, auch das Gesamtdenken und -wollen moderner Embryologie sich hier auf kleiner Fläche widerspiegeln zu sehen.

A. Die unpaaren Extremitäten.

Als unpaare Extremitäten werden alle diejenigen, zur Aequilibrierung oder Lokomotion des Tieres benutzten Auswüchse des Körpers bezeichnet, welche in Form einfacher Zuschärfungen oder komplizierter Lappenbildungen in der Körpermittellinie — dorsal oder ventral — liegen und in der Richtung derselben verlaufen[2]). Die Flossen, welche hier wesentlich in Betracht kommen, heißen Pinnae (zum Unterschied von den paarigen Flossen, den Pterygia).

I. Die Entwickelung der äußeren Form der Pinnae und die histogenetischen Frühstadien der Differenzierung.

1) Der **einheitliche** unpaare Flossensaum. Eine einheitliche Pinna von maximaler Ausdehnung über die Rückenseite (Kopf, Rumpf und Schwanz) und über weite Strecken der Unterseite des Tieres ist nur bei Acranieren vorhanden.

Beim Amphioxus[3]) bildet sich die unpaare Flosse zuerst ausschließlich am Hinterende des Körpers (I 6 Fig. 1m, p. 6; Fig. l, p. 7). Sie wuchert später dorsal und ventral kopfwärts und erreicht den Anus gerade, wenn dieser durchbricht. Der ventrale Saum wuchert später präanal weiter, indem die Kontinuität mit dem postanalen Teil durch Verschiebung der Analöffnung auf die linke Körperseite erhalten bleibt. Beim Schluß des Atrioporus endet er noch kaudal von diesem, wuchert aber in später Entwickelung noch ein wenig zwischen die Metapleuralfalten (Pterygia) vor, ohne sich mit diesen zu verbinden[4]).

Auch die dorsale Flosse wächst allmählich kranialwärts, zunächst nur als geringe Zuschärfung des Körpers, in späteren Stadien zur deutlichen Flosse ausgestaltet, erreicht schließlich den Kopf und

---

1) Schon des Platzmangels wegen mußte ich davon Abstand nehmen, ein vollständiges Referat über das Theoretische dieses Kapitels zu geben (selbst in sachlicher Hinsicht mußte häufig Beschränkung bloß auf Andeutungen stattfinden, wo mir größere Ausführlichkeit willkommener gewesen wäre). Aber ich bin auch, abgesehen von jedem äußeren Moment, der Ueberzeugung, daß der Sache und dem Leser am besten gedient ist, wenn ich den mir am zuverlässigsten gestützt erscheinenden Standpunkt ausführlicher in seiner sachlichen Unterlage und in seinem logischen Aufbau referiere und dafür weniger plausible Versuche (ohne sie etwa totzuschweigen) in der Breite der Behandlung zurücktreten lasse, anstatt sämtliche Meinungen in gleicher Kürze abzuthun.

2) Ueber die Berechtigung, sie unpaar zu bezeichnen, vgl. Schlußkapitel dieses Abschnittes.

3) Ich folge Hatschek A. L. III[1], 1881, Kowalevsky A. L. III[1], Lankester und Willey 1899 (II[1], p. 3, 4). (Ueber fertige hier erwähnte Zustände vergl. Lankester 1899, van Wijhe 1901.)

4) Bei Asymmetron lucayanum allerdings Zusammenhang zwischen rechtem Pterygium uud Präanalflosse (Andrews cit. nach van Wijhe 1901).

wurde beim fertigen Tier mit einer kontinuierlichen Fortsetzung sogar selbst auf der Schnauze und rechten Wange des Tierchens gesehen.

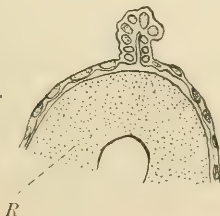
Bei den Cranioten kommt die successive Ausbildung eines so ausgedehnten Flossensaumes nicht vor [1]). Wohl bilden sich große Strecken noch als transitorische Einheit. Einzelpinnae treten mit fortschreitender Differenzierung an ihre Stelle.

Das flossenlose Larvenstadium des Amphioxus wird als Indifferenzstadium der Entwickelung unpaarer Extremitäten und die successive Entstehung derselben vom Körperende aus als Repetition phyletischer Vorgänge aufgefaßt (RYDER 1885, archicerkes und lophocerkes Stadium). Auch die funktionelle Verwendung der Unpaarflossen bei Fischen überhaupt (STRASSER 1882) macht dies wahrscheinlich. Die Verbreiterung des Körperendes in der Medianebene erzeugte, wie ich glaube, ein primitives lokomotorisches Organ (durch Verwendung hier entstehender metamerer Muskelanlagen), welches dazu diente, den zunächst wenig beweglichen Rumpf vorwärtszutreiben [2]).

2) **Histiogenetische** Differenzierungen bei komplett und inkomplett angelegten Pinnae. Der Entwickelungsprozeß setzt bei den Pinnae im Ektoderm ein. Beim Amphioxus äußert er sich in einfachem Höherwerden der Epithelzellen in der Medianlinie, während sich im übrigen die Epidermiszellen abflachen. Bei Cranioten dagegen findet wesentlich vermehrte Zellteilung und dadurch bedingte geringe Verdickung, kurz darauf eine Einfaltung der durch diesen Prozeß vergrößerten Epidermispartie statt (Fig. 179).

Es entsteht so ein provisorischer Epithelsaum, der je nach dem Bau der übrigen Epidermis bei verschiedenen Gattungen

Fig. 178a.



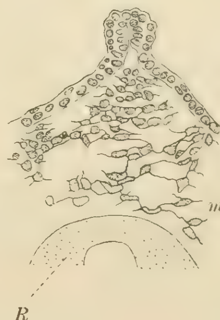


Fig. 178b.

Fig. 178a. Querschnitt durch den Rücken eines Embryos von Scyllium stellare (ca. 12 mm Länge).

Fig. 178b. Dasselbe von einem älteren Embryo. *R* Rückenmark. *m* Mesoderm der Flosse. Nach P. MAYER.

1) Annähernd so ausgedehnte Formen allerdings bei hoch specialisierten Teleostiern.

2) Wenn bei der Entwickelung der Pinna von Cranioten geschildert wird, daß der dorsale Hautsaum in kraniokaudaler Richtung entsteht (s. u.), so bezieht sich dies auf die Schwanzregion und widerspricht infolgedessen nicht obiger Auffassung. Denn der Schwanz wächst von dem primären Körperende als Neubildung aus und sein Flossensaum folgt dieser Richtung. Da, wo am Rumpf noch unpaare Flossen vorkommen, entstehen sie wie beim Amphioxus kaudo-kranialwärts (LIST 1887, A. L. III [4], HARRISON 1895) und jedenfalls im frühesten Entwickelungsstadium am Körperende zuerst (z. B. bei Selachiern, H. VIRCHOW 1895, p. 112).

oder bei den Stadien ein und derselben Species, in welcher die Differenzierung sich vollzieht, anfangs ein- oder mehrschichtig gebaut ist (z. B. einschichtig bei Selachiern, Fig. 1a; zweischichtig, und zwar durch Thätigkeit bloß der basalen Schicht, bei Teleostiern, Fig 2c). Später wird er stets mehrschichtig (Fig. 178b).

Es dringen in der weiteren Entwickelung unter gleichzeitiger Vergrößerung des beteiligten Ektoderms Mesodermzellen zwischen die Blätter der Falte ein und drängen diese basal auseinander. Anfangs ist die Mesodermansammlung noch gering; die locker gelagerten Zellen erfahren aber eine immer stärker zunehmende Verdichtung, ohne daß man über die Herkunft[1]) dieser Zellen etwas Specielles anzugeben wüßte. Ein Rest des provisorischen Epithelsaumes erhält sich anfangs noch auf der höchsten Kante der Pinnae, wird aber schließlich auch durch Eindringen von Mesoderm auseinandergefaltet (Fig. 178b). Die Mesodermverdichtung erstreckt sich von der ursprünglichen Basis der Flosse (bei den Rückenflossen in der Nachbarschaft des Rückenmarkes, Fig. 178a) bis in die Spitze derselben (Fig. 183, p. 180).

3) Entstehung diskontinuierlicher Einzelflossen (Pinnae). Die Rückbildung von Teilen einer einheitlich angelegten Flosse (lophocerkes Amphioxusstadium) führt bei den meisten Fischen zur Bildung gesonderter Pinnae. Bei Myxinoiden existiert eine einheitliche Pinna nur in der Schwanzregion und bleibt hier auch zeitlebens bestehen (Bdellostoma I 6, Fig. 3 i, l, p. 12). Auch bei Petromyzonten kann nur eine relative Rückbildung insofern embryologisch verfolgt werden, als die von der Mitte des Körpers dorsal bis zum Schwanzende des Querders einheitlich verlaufende Pinna beim erwachsenen Neunauge eine Sonderung in zwei Dorsalflossen erlitten hat, welche aber noch durch einen niederen Hautsaum verbunden bleiben.

Selachier[2]). Bei Selachiern tritt zuerst ein wirklicher, kompletter Zerfall während der Ontogenie ein. Es legt sich allerdings unter diesen, soweit wir wissen, nur bei Scylliiden (Pristiurus, Scyllium stellare und canicula) und bei oviparen Rochen ein deutlich prominenter und kontinuierlicher Flossen-

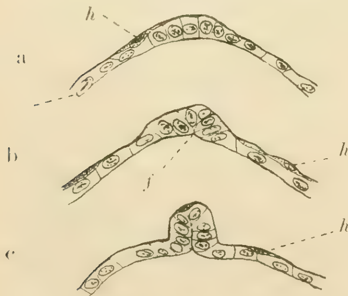


Fig. 179a, b u. c. Drei verschiedene Stadien der provisorischen Ektodermfalte bei Salmo salar auf Querschnitten. *m* Malpighi'sche Schicht des Ektoderms. *h* Zellen der Hornschicht desselben. *f* beginnende Einfaltung des Ektoderms. Nach R. G. Harrison.

saum als Grundlage für die späteren Einzelflossen an und beginnt dort am hintersten Teil des Rückens, um sich gegen das Schwanzende hin zu erstrecken. Kranialwärts von dieser Stelle beschreibt

1) Ob sie sich in situ vermehren oder von anderen Lokalitäten her Zuwachs erhalten, ist ungewiß, auch ist als ursprünglicher Ausgangsort nichts Näheres als die Quelle aller Mesodermzellen, zu deren Kategorie diese gehören, bekannt. Ueber die Bedeutung der Herkunft vgl. Entw. des Skelets der Pinnae.

2) Ich verweise vor allem auf P. Mayer 1885. Vgl. auch schon Joh. Müller 1842, p. 64; ferner Balfour A. L. III[3], 1874, 1877

Balfour wohl eine Verdickung des Epithels, welche mit dem Schwanzsaum zusammenhängt und nach vorn bis in die Höhe des vorderen Endes der Herzanlage reicht. Sie verschwindet jedoch, ehe sie zur Falte hätte werden können. Da nun die 1. Dorsalis bei den genannten Haien und Rochen an der Grenze zwischen Rumpf und Schwanz oder erst auf dem Schwanz selbst gebildet wird, so fällt ihre Anlage wie die der übrigen Unpaarflossen (2. Dorsalis, Analis, epi- und hypochordale Schwanzflosse, Fig. 180) in den Bereich der einheitlichen Anlage. Bei vielen Haien jedoch liegt die 1. Dorsalis weiter vorn am Rumpf, und bei diesen (bei allen Familien, bei denen Untersuchungen vorliegen, außer den oben genannten) kommt sie getrennt vom einheitlichen Flossensaum als von vornherein separate Bildung zur Anlage. Man kann natürlich diese Fälle nicht von den erst erwähnten ableiten, da ja bei jenen an der betreffenden Stelle gar keine Flosse entsteht, muß vielmehr bei Selachiern eine partiell bereits so hochgradige Rückbildung statuieren, daß auf dem Rücken nur der Ansatz zur Faltenbildung (Ektodermverdickung Balfour's) übrig blieb. Es scheint, daß bei manchen Selachiern auch im Schwanzbereich von vornherein bereits separate Sonderung der Einzelflossen erfolgt.

Ein präanaler Hautsaum existiert nicht. Dagegen ragen die Anlagen der paarigen Bauchflossen manchmal ein wenig über den Anus hinaus, so daß auf Querschnitten dicht hinter demselben 3 Flossen getroffen sind (Rabl 1892, p. 214). Auch hier tritt ebensowenig wie im präanalen Gebiet (Amphioxus) Konkrescenz zwischen paarigen und unpaarigen Flossenanlagen ein.

Während sich die definitiven Pinnae, welche innerhalb des einheitlichen Saumes entstehen, aus dem Außenkontur desselben namentlich mit ihrem kaudalen Ende steil emporheben (Fig. 180), leitet sich die

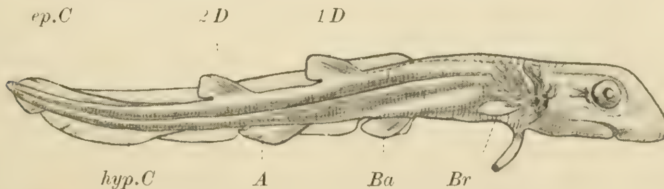


Fig. 180. Embryo von Scyllium canicula mit einheitlicher Saumflosse. *1 D* 1. Dorsalis (Rückenflosse). *2 D* 2. Dorsalis (Rückenflosse). *ep.C* epichordale Caudalis (Schwanzflosse). *hyp.C* hypochordale Caudalis (Schwanzflosse). *A* Analis (Afterflosse). *Br* (Brustflosse) und *Ba* (Bauchflosse) sind die Anlagen der paarigen Flossen (Pterygia). Nach P. Mayer.

Rückbildung der zwischen ihnen liegenden Partieen ein. Anfangs ist dieselbe eine relative, indem alle Entwickelungsvorgänge hier sistiert sind, dann kommen direkt regressive Prozesse hinzu, die äußerlich sich an dem eigentümlich welligen Kontur der Zwischenstrecken verraten.

Die sich rückbildenden Teile des Saumes bei Scylliiden und oviparen Rochen kommen in der progressiven Entfaltung nicht über das Stadium, in welchem spärliches Mesoderm in ihnen angelegt ist, hinaus[1]). Doch

1) Später entstehen in jener Gegend, nachdem bereits der Saum verschwunden

ist es in Einzelfällen zu weiterer Differenzierung gekommen. Bei älteren Rhinaembryonen finden sich zwischen den beiden Dorsales sowohl kranial wie kaudal von ihnen abortive, aber unverkennbare Innenradien des ehemaligen Flossenskelettes [1]). Dies (sowie das Vorkommen einer kontinuierlich fortlaufenden Einlage von Skelettstrahlen in der einheitlichen Unpaarflosse fossiler Xenacanthiden) giebt uns Gewähr, daß die abortiven Teile des Saumes einst funktionstüchtige Extremitäten (mit Innenskelett und Muskulatur) waren und nicht nur larvale Gebilde sind.

Die hypochordale Kaudalflosse vergrößert sich in der späteren Entwickelung, unter Umständen zu einem beträchtlichen ventralen Lappen. Es bildet sich aus dem anfangs symmetrischen diphycerken Schwanz auf solche Weise eine heterocerke Form (siehe Skelettentwickelung).

Ganoiden [2]). Der unpaare einheitliche Saum erscheint in der Ontogenie manchmal noch in weiter Ausdehnung über Rumpf, Schwanz und Bauch. Präanal erstreckt er sich bis auf den Dottersack (vergl. Abb. I 6, p. 24, 28, 32). Die Stellen, an welchen sich später die Einzelflossen sondern, sind bei Lepidosteus schon in relativ frühen Entwickelungsstadien durch Pigmentanhäufungen gekennzeichnet (Fig. h I 6, p. 28).

Ist die Sonderung vollzogen, so treten an der Schwanzflosse Vergrößerungen des hypochordalen Abschnittes ein, indem dieser sich ganz nach Art einer separaten Flosse (der Analis vergleichbar) lappenförmig aus dem Niveau der übrigen Kaudalis erhebt (Fig. k_1 I 6, p. 28). Diese Partie vergrößert sich immer mehr und okkupiert schließlich das ganze Schwanzende, da die ursprüngliche Spitze des Schwanzes in der Entwickelung stehen bleibt und zu einem schmalen, von dem Rest der ursprünglichen Flosse umrandeten Faden verwandelt wird (Fig. l; l. c.). Derselbe verrät bei älteren Embryonen noch eine Weile, daß die Körperachse dorsalwärts verdrängt ist (was am Skelett natürlich stets kenntlich bleibt), und kommt dann ganz in Wegfall. Der rein ventral entstandene, einer zweiten Analis vergleichbare Schwanzlappen bildet dann den symmetrischen Abschluß der Kaudalflosse (Homocerkie).

Teleostier [3]). Aehnlich wie bei Ganoiden ist hier der einheitliche Flossensaum wohl entwickelt (im allgemeinen höher als bei Selachiern, Harrison (1895), Salmo salar, Fig. 10, o I 6, p. 35) und präanal bis auf den Dottersack fortgesetzt. Bei der Differenzierung der Einzelpinnae entsteht zuerst die Schwanzflosse. Die Dorsal- und

ist, Muskelanlagen ähnlich denen, die im Gebiet der bleibenden Pinnae zum Aufbau der Muskulatur derselben dienen. Doch gehen sie in den Zwischenstrecken bald zu Grunde (Abortivknospen, P. Mayer 1885). Bei Knochenfischen bleiben übrigens an ähnlichen Stellen die Muskelanlagen nicht abortiv, sondern entwickeln sich zu den sog. „muscles grêles“ (Cuvier, Vogt: Leptocephalus und Anguilla, Conger u. a.)

1) Aehnliches ist bei ausgewachsenen Haien gefunden (außer bei Rhina noch bei Acanthias americanus (Thacher), Centrophorus und Pristis (Mivart). Auch Chimaera hat eine fast durchlaufende unpaare Flosse mit einer Einlage kontinuierlich aufeinander folgender Skelettstäbe.

2) Litteratur vergl. I 6, p. 22 u. f.

3) Bei Teleostierembryonen wurde die einheitliche Saumflosse zum erstenmal gesehen. K. E. v. Baer entdeckte sie und beschrieb die einzelnen Teile (1837, p. 313). Von späteren Autoren seien erwähnt: C. Vogt (A. L. III [4], 1842), A. Schneider (1879), A. Agassiz (A. L. III [4], 1877, 1878, 1882), A. Agassiz and Whitman (A. L. III [4], 1885, 1889), Cunningham (1883/84), Harrison (1895).

Analflosse bilden sich ungefähr gleichzeitig, aber bei pelagischen jungen Fischen meist die zweite Dorsalis vor der ersten Dorsalis. Nur wenn die erste Dorsalis hohe Differenzierungsstufen zu erreichen hat (Lophius, Cyclopterus u. a.), so setzt ihre Bildung früher ein und geht dann der zweiten Dorsalis voran. Bei den Salmoniden entsteht die Analflosse nicht pari passu mit der Dorsalis, bei S. salar früher, bei S. irideus später als letztere. Die Fettflosse differenziert sich stets zuletzt.

Die Zwischenstrecken des Saumes verschwinden bei den meisten Teleostiern vollständig, besonders die ganze präanale Partie [1]).

Die hypochordale Caudalis besitzt wie bei Lepidosteus entweder anfangs einen Lappen, der sich noch besonders gegen die ursprüngliche, aber rudimentäre Schwanzspitze absetzt (I 6, p. 40, Fig. 11 c), oder die Grenze zwischen hypochordalem Lappen und Schwanzspitze ist von vornherein verschwunden, weil die letztere sofort von dem ersteren okkupiert wird [2]) (Fig. 10 o, I 6, p. 35). Auf jeden Fall bildet sich der homocerke Typus aus (siehe Skelettentwickelung). Besonders charakteristisch ist die Aehnlichkeit des hypochordalen Flossenlappens mit der Analis. Von A. Agassiz (A. L. III 4, 1877) wird er als direktes Homodynam der letzteren aufgefaßt und von Dollo (1892) mit der zweiten Analis fossiler Xenacanthiden homologisiert.

Nach dieser Ansicht hätte also bei Teleostiern eine zweite Analis allmählich Besitz von dem Territorium der eigentlichen Caudalis genommen und diese als Rudiment dorsalwärts verdrängt. Die Knochenfische mit besonders stark entwickelter Schwanzflosse besäßen in Wirklichkeit keine Caudalis mehr, sondern eine besonders entfaltete zweite Analis. Jedenfalls illustriert diese Anschauung die große Aehnlichkeit zwischen hypochordaler Caudalis und Analis, die ihr zur Basis dient.

Doppelbildungen. Bei Doppelbildungen, die sich z. B. bei Salmonidenembryonen bekanntlich relativ häufig finden, kommen auch komplette oder inkomplette Verdoppelungen der unpaaren Saumflosse vor, je nachdem die Doppelbildung der ganzen Keimanlage von Anfang an oder in der weiteren Entwickelung mehr weniger hochgradig ist und bleibt. Die Derivate der ventralen Saumflosse lenken mit allmählich fortschreitendem Ausgleich dieser Art von Monstrositäten immer mehr in den Lauf ihrer normalen Bildungsgeschichte ein, während diejenigen der dorsalen Partie am längsten verdoppelt bleiben [3]).

Im Gegensatz dazu neigen Carassiusarten (bekannt als japanische Schleierschwänze) zu Verdoppelungen der Abkömmlinge des ventralen Flossensaumes, während der dorsale Teil ungeteilt bleibt (Watase 1887,

---

1) Bei manchen jedoch (z. B. Aalen) ist im fertigen Zustand eine voll entwickelte einheitliche Medianflosse vorhanden. Von Balfour and Parker (A. L. III 5, 1882) wird sie als Atavismus bezeichnet. Vielleicht sind aber doch hier progressive Anpassungsvorgänge stark mitbeteiligt. Vergl. auch p. 171, Anm. 1.

2) Entweder ist innerlich an der Lage der Achsenorgane der heterocerke Typus noch erhalten und auch bei äußerer Betrachtung mehr oder minder deutlich erkennbar (Fig. 186, p. 185), oder es geht durch Rückbildung die ganze asymmetrische Anordnung verloren, so daß auf diesem Umweg larval oder postlarval wieder eine symmetrische Schwanzform entsteht: Gephyrocerkie (Ryder 1885, p. 91). Leptocephalus behält die filamentöse Schwanzform und wurde u. a. auch deshalb schon früh als Fischlarve bezeichnet (J. V. Carus 1861).

3) Franz Schmitt 1901, mit Referaten über die übrige, hierhin gehörige Litteratur.

Cori 1896). Bei kompletter Verdoppelung (Fig. 181) entwickeln sich je zwei Anal- und hypochordale Kaudalflossen (auch doppelte Präanalsäume, die aber später wieder verschwinden), bei inkompletter Verdoppelung nur das eine oder das andere. Wichtig ist das Ergebnis der ontogenetischen Untersuchung dieser Mißbildung (Watase, l. c. p. 259), welches ergab, daß die Säume anfangs nahe beieinander liegen und bei fortschreitender Entwickelung weiter auseinanderrücken. Denn darin tritt noch die Divergenz zu Tage, welche hier von der einheitlichen Bildung aus durch eine Art Spaltung zur Verdoppelung geführt haben muß im Unterschied zu den oben bei Salmoniden besprochenen Verdoppelungen, bei welchen aus getrennten Doppelanlagen konvergierend endlich eine unpaare Bildung durch Konkrescenz zu stande kommen kann. Ferner verdient hervorgehoben zu werden, daß präanal die Anlagen verdoppelter Unpaarsäume verschwinden, ehe die Bauchflossen sich bilden, oder daß sie in inkompletter Verdoppelung (wie gewöhnlich bei Teleostierembryonen) gefunden wurden (Fig. 181). Nie sind sie in Verbindung mit den Anlagen der paarigen Extremitäten[1]).

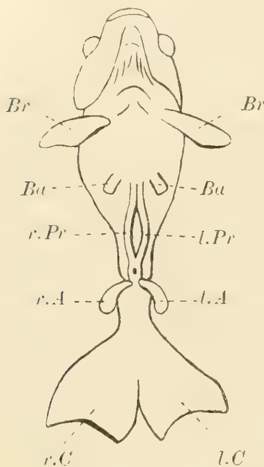


Fig. 181. Embryo eines Schleierschwanzes (13 mm L.) mit verdoppelten ventralen Unpaarflossen.
l links *r* rechts
Br Brustflosse } paarige
Ba Bauchflosse } Flossen
A Analflosse } im normalen Zu-
C hypochordale Kaudalflosse } stand: unpaare
Pr Präanalsaum } Flossen.
Nach S. Watase.

Dipnoer[2]). Die unpaare Saumflosse (Fig. 12 und 14 I 6, p. 44, 51) dehnt sich bei Embryonen in stattlicher Entfaltung vom Kopf über den Rücken bis zur Schwanzspitze und, ohne irgendwelche

1) Manche Forscher erblicken in Monstrositäten ähnlich den beschriebenen Beweise für ihre Annahme, die unpaaren Säume seien einst paarig gewesen (Goodsir, Watase, Ryder), ja es ist von der „unzweifelhaften Beweiskraft" jener gedoppelten, normalerweise unpaaren Flossensäume für die Hypothese von der serialen Homologie der paarigen und unpaaren Extremitäten (die von Goodsir, Humphry, Dohrn u. a. vertreten wird) gesprochen worden. Es erscheint demgegenüber die vorsichtigere Auffassung Cori's (1896) zutreffender, welcher ausdrücklich hervorhebt, daß er die Verdoppelungen nicht als Rudimente einer hypothetischen Doppelfalte ansehe, sondern nur als Beweis, daß ein theoretisch postulierter Zustand thatsächlich vorkommen könne. Bedenkt man aber, daß in der Entwickelung der Schleierschwänze die Doppelleisten sich voneinander allmählich entfernen (s. o.) und daß Verbindungen mit den paarigen Extremitätenanlagen selbst dann nicht beobachtet wurden, wenn die verdoppelte präanale Partie bis in die Gegend der Bauchflossen hineinreichte (Fig. 181), so liegt kein Grund vor, aus diesen Monstrositäten zu schließen, wie es jene Autoren thun, daß hier Ueberreste einer mit den paarigen Flossen einst kontinuierlichen Doppelfalte vorlägen, aus welcher jene durch Beibehaltung des ursprünglich paarigen Charakters, die unpaaren aber durch sekundäre Konkrescenz entstanden seien. Bei Salmoniden verbietet der Ausgangspunkt der Extremitätendoppelung, nämlich die Verdoppelung des ganzen Tieres, vollends die phylogenetische Verwertung der hier gewonnenen Beobachtungen für das Gliedmaßenproblem.

2) Litteratur vergl. I 6, p. 42 u. f.

Unterbrechung, ventral bis auf den Dottersack aus. Es verschwindet später nur der Dorsalsaum vom Kopf bis gegen die Mitte des Rückens hin und die präanale Flosse. Dagegen verliert die ganze übrige Partie ihre Kontinuität nie: die primäre diphycerke Flossenform erhält sich unverkennbar durchs ganze Leben[1]).

Die Präanalflosse. Bei Teleostiern hat diese Anlage die Deutung erfahren, es handle sich um eine rein embryonale Faltenbildung, welche durch Schwund des Dotters im Dottersack, auf welchen sie sich freilich stets hinaufzieht, bedingt sei und dem Dottersack einen Kiel liefere (P. Mayer 1885, p. 253). Hält man sie für eine bloße Runzelfalte, wie es hier geschieht, so wäre sie (bei Teleostiern, Ganoiden, Dipnoern) nicht mit der bei Amphioxus vorkommenden und dort allein im fertigen Zustand erhaltenen Präanalflosse zu homologisieren. Es ist ja in der That das völlige Fehlen derselben in der Entwickelung von Myxinoiden, Petromyzonten und Selachiern dieser Anschauung günstig. Andererseits ist aber im Präanalsaum von Teleostierembryonen die Anlage von Skelettteilen (Hornfäden, Harrison, 1893) beobachtet worden. Dies wäre bei der Entstehung einer Runzelfalte unverständlich und deutet auf einstige lokomotorische Funktionen, also auf die Homologie mit dem Zustand bei Amphioxus hin.

Tetrapode Wirbeltiere. Bei diesen vorkommende Hautsäume werden entweder im larvalen Zustand während des Wasserlebens gebildet und nachher auf dem Lande reduziert (Amphibien), oder sie erhalten sich zeitlebens (Reptilien). Inwieweit bei allen diesen Bildungen Homologa der unpaaren Fischflossen vorliegen ist zum Teil recht unsicher. Jedenfalls kommen bei fossilen Reptilien Flossen vor, welche bei Fischen fehlen, da hier die ursprüngliche Schwanzspitze durch die Entwickelung einer epichordalen Flosse ventralwärts verdrängt gefunden wurde (Ichthyosaurus, Fraas 1892, Dollo 1892; bei Teleostiern umgekehrt dorsalwärts gerichtete Verdrängung durch hypochordale Flosse, s. o. p. 173). Bei Säugern (Cetaceen) ist die unpaare Schwanzflosse ebenfalls eine Bildung sui generis. Ich verweise wegen der zahlreichen Details auf die vergl.-anat. Litt.

Ursachen der Entstehung von Einzelpinnae aus der ursprünglich kontinuierlichen Saumflosse. Der Entwickelung der äußeren Form nach könnte man schließen, daß aus dem Indifferenzstadium gleichmäßiger Entwickelung infolge zunächst unbekannter Ursachen bereits vorhandene Elemente an bestimmten Stellen stärker auswuchsen (vergl. Fig. 180) und dadurch die Gesamtarbeit übernahmen, so daß die Zwischenstrecken abortierten. Diese Ansicht vertritt Ryder (1885). Ich glaube aber, daß sich hinter den äußerlich sichtbaren Prozessen noch ein tieferer Grund verbirgt, nämlich der Neuerwerb,

---

1) Es sei hier bereits hervorgehoben, daß auf Grund theoretischer Vorstellungen über die Entstehung des Skelettes der Unpaarflossen überhaupt von verschiedenen Autoren die Annahme gemacht wurde, es sei entweder die Unpaarflosse der Dipnoer in toto eine heterogenetische Bildung gegenüber den Unpaarflossen aller übrigen Fische, und zwar nach Verlust der letzteren als völlige Neubildung entstanden (Thacher 1876, p. 292), oder es sei die Schwanzpartie der Dipnoerflosse eine durchaus andere Bildung als die Kaudalflosse aller anderen Fische (Balfour and Parker, A. L. III^5, 1882, p. 410, Dean 1894, Dollo 1895, Traquair 1900). Die Entwickelungsgeschichte der Dipnoer jedoch, welche damals noch nicht bekannt war, hat diesen Ansichten keinerlei Stütze verliehen. Denn die primäre Kontinuität der einheitlichen Flossenleiste geht ohne jede Regression in den definitiven Zustand über (Kerr, A. L. III^6, 1900, p. 327).

den die bleibenden Flossenpartieen seitens des einsprossenden inneren Skeletes (Knorpelstäbe und -platten, s. Skelett) und der daraus entspringenden starren Verbindung ihrer Basis mit dem Körper des Fisches erfahren. Wenigstens entwickeln sich da, wo solche starren Stützen wirklich in der freien Flosse gebildet werden (Selachier, Knorpelganoiden) immer kleine separate Pinnae, während bei geschmeidigen Skelettfäden (Myxinoiden, Petromyzonten, Weichstrahler unter den Teleostiern) oder bei in besonderen Gelenken beweglichen Knochenstützen (Außenstrahlen vieler Teleostier, s. Skelett) einheitlichere Flossensäume sich erhalten haben oder aufs neue formieren. Da wir durch Strasser's Untersuchungen (1882) die Bedeutung der undulierenden Bewegungen des Körpers für die Lokomotion kennen, so ist es begreiflich, daß die Flossenstützen, welche (wohl infolge des Wassergegendruckes) nach hinten wie die Schiffsmaste schräg gestellt sind, bei Entfaltung über weite Strecken des Unpaarsaumes eine Beschränkung der Lokomotion hervorbringen würden[1]), obgleich sie auf der anderen Seite durch ihre Festigkeit dieselbe begünstigen. Wir sehen deshalb die Pinnae, je höher das Innenskelett in die Flosse hinein entfaltet und je fester die Verbindung mit der Wirbelsäule entwickelt ist, um so mehr in ihrer longitudinalen Ausdehnung reduziert und auf Körperstellen topographisch beschränkt, welche relativ unbeweglich sind (Unterdrückungen bestehender Flossen, Verschiebungen von Pinnae etc. sind jedenfalls durch derartige mechanische Momente beeinflußt).

4) Ausgestaltung der Einzelflossen. Sind einmal einzelne Pinnae entstanden, so kann sich jede derselben entsprechend den Specialaufgaben ihrer Lokalisation, in besonderer Richtung entwickeln. Doch sind dies alles späte Ausgestaltungen der äußeren Form, die in hohem Grade von den Skelettverhältnissen abhängig sind. Ich verweise deshalb auf das folgende Kapitel[2]).

II. Die Stützelemente der unpaaren Flossen.

Aus dem Mesoderm der Flossenanlagen können sich entwickeln

1) median liegende, unpaare knorpelige (oder später verknöchernde) Skeletteile: **Innenstrahlen** (und deren Derivate),

2) in beiden Antimeren entstehende, mehr der Peripherie der Flosse entstammende, also paarige Skeletteile: **Außenstrahlen** (oder Hautstrahlen und deren Differenzierungen).

Da die Außenstrahlen in einer ihrer Formen (Hornfäden) sich früher als die knorpeligen Innenstrahlen anlegen, auch bei fossilen Pleuracanthiden (denen ein Innenskelett in der freien Flosse noch fehlt) bereits reich entwickelt waren, so sind sie wahrscheinlich die phyletisch älteren Stützelemente[3]). Ich stelle sie deshalb voran.

---

1) Strasser sah beispielsweise beim lebenden Karpfen, daß die starren, aber im Gelenk beweglichen Knochenstrahlen der Flosse niedergelegt wurden, um Auswärtsbiegungen zu ermöglichen. — Die Schrägstellung der starren, nicht gelenkig befestigten Knorpelstützen ist deshalb hinderlich, weil die Achsen dieser Stäbe die senkrechte Bewegungsachse bei undulierender Lokomotion überschneiden.

2) Die meisten Details fallen hier der beschreibenden Litteratur der äußeren Körperform fertiger Tiere zu.

3) Fraglich ist hier die Stellung der Myxinoiden und Petromyzonten mit ihren ungewöhnlich ausgedehnten unpaaren Flossenstützen (aus Knorpel von allerdings eigenartiger Beschaffenheit), da sich bei diesen Klassen Außenstrahlen nicht anlegen.

1. Die Entwickelung der Außenstrahlen [1]) (Hautstrahlen).

Dieselben kommen bei Selachiern, Ganoiden, Teleostiern und Dipnoern zur Anlage und zwar in zweierlei Form: a) Hornfäden (Actinotrichia), b) Hautknochenstrahlen [2]). Die ersteren finden sich bei allen erwähnten Fischen, die letzteren fehlen den Selachiern und Dipnoern noch völlig.

a) Hornfäden. Das Detail ihrer Entwickelung ist am genauesten bei Teleostiern studiert worden (Harrison 1893). Sie entstehen aus Körnchen, welche sich in Fortsätzen von Mesodermzellen [3]) entwickeln und anfänglich im ganzen Innern des Flossensaumes verteilt sind. An der Oberfläche des letzteren ordnen sich dann mit Körnchen beladene Zellfortsätze ungefähr der Lage der späteren Hornfäden entsprechend an; die Körnchen in diesen verschmelzen. Damit ist die Zahl der sich entwickelnden Elemente wie es scheint, definitiv bestimmt. Die schließliche Ausgestaltung der Einzelfäden vollzieht sich durch Anlagerung neuer Körnchen, welche von besonderen, den jungen Hornstrahlen sich anschmiegenden Mesodermzellen (Pterygoblasten, Ryder) geliefert werden.

Selachier [4]). Die Hornfäden bilden sich bei ihnen zunächst in einfacher Schicht und an verschiedenen Lokalitäten in verschiedener Stärke (vergl. Fig. 186 p. 185), später auch vielfach in mehreren Schichten und gewinnen konzentrisch geschichteten Bau. Mesodermzellen liegen ihnen in Form einer epithelartigen Scheide an und bilden die einzige für sie nachgewiesene Matrix. Die ursprüngliche Aufgabe und Beziehung der Hornfäden äußert sich noch darin, daß die Muskulatur bei ihrer Entwickelung ausschließlich an ihnen Insertionen gewinnt (mit Ausnahme der hypochordalen Caudalflosse, von welcher P. Mayer angiebt, es seien nur Anheftungen am Innenskelett vorhanden) [5]).

Teleostier. Am zahlreichsten sind bei ihnen die Hornfäden in der Fettflosse vertreten, wo sie seit langem bekannt sind und zeitlebens bestehen bleiben (Vogt 1842). Jedoch sind neuerdings embryologisch als transitorische Gebilde auch in allen übrigen Flossen und selbst in den abortiven Zwischenstrecken Hornfäden gefunden worden (R. G. Harrison II [4], p. 457, 1893). Sie bilden sich in der Reihenfolge, in welcher das Mesoderm zeitlich in die Flossenanlagen einwandert (p. 172).

b) Hautknochenstrahlen. Sie entstehen bei Teleostiern [6]) in denselben Flossen [mit Ausnahme der Fettflosse [7])], in welchen

---

1) Vergl. II [4], p. 368.

2) Flossenstrahlen, Flossenradien d. Autoren.

3) Aeltere und neuere Angaben, welche die Entwickelung von Hornfäden aus Ektodermzellen behaupten, haben sich nicht bestätigen lassen.

4) Litteratur bei O. Hertwig (II [6], p. 457) 1876, Schneider 1879, Rabl 1892 u. s. w.

5) Bei ausgewachsenen Rochen sind Hornfäden nur auf einen ganz schmalen Saum der Flossen beschränkt. Ob sie entwickelungsgeschichtlich stärker entwickelt sind, ist noch unbekannt. Auch bei Ganoidenflossen sind die Hornfäden reduziert, indem zwischen den je einem Innenradius entsprechenden Gruppen Lücken bestehen, in welchen Hornfäden fehlen.

6) Da die Hautknochenstrahlen bereits in einem früheren Kapitel besprochen wurden, sei hier nur das Notwendigste erwähnt, um die Beziehung zu den Hornfäden und zum Innenskelett klarzustellen. Litteratur s. II [4] p. 368, 369.

7) Die Fettflosse ist nur von Hornfäden gestützt und repräsentiert infolgedessen einen primitiven Zustand. Sie findet sich auch nur bei manchen, der Wurzel des Teleostierstammes nahestehenden Physostomenfamilien.

bereits Hornfäden angelegt sind. Aber auch sie folgen zeitlich dem Etappengang, welcher vom Flossenmesoderm überhaupt und den ihnen vorangehenden Hornfäden (s. o.) eingehalten wird. Besondere Osteoblasten, welche sich aus den Mesodermzellen an der Grenze gegen das Ektoderm hin sondern, erzeugen die Strahlen. Charakteristisch ist ein Zwischenstadium, in welchem die Osteoblasten durch den von ihnen geleiteten Ossifikationsprozeß in kleine Plättchen umgebildet werden, die später zu den Strahlen verschmelzen (s. II[1], p. 369). Sie entstehen also von vornherein an denselben Lokalitäten wie die Hornfäden. Letztere werden von der Oberfläche der Flossen durch die sich entwickelnden Hautknochenstrahlen abgedrängt, geraten aber manchmal noch, wie Ryder zuerst sah, in das Innere der Knochen hinein. Dies findet (zwar nicht regelmäßig und in sehr wechselnder Lokalisation) an der Basis der Flossen statt: in den peripheren Flossenteilen entwickelt sich der Knochen so spät, daß durch die einleitenden Prozesse bereits die Hornfäden in das Innere der Pinnae verlagert sind und ein Einschluß nie beobachtet werden konnte.

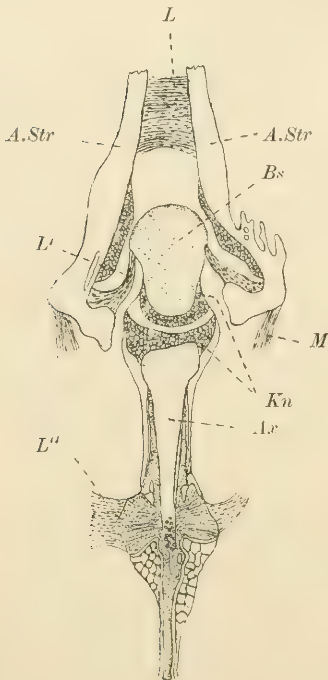


Fig. 182. Verbindung zweier antimerer Außenstrahlen (*A.Str.*) mit einem Innenstrahl. Dorsalflosse Pleuronectes (Längsschnitt). *Ax* basales, *Bs* terminales Segment des Innenstrahls. *Kn* Knorpelbelag der Gelenkflächen an den Gliedern des Innenstrahls. *L* Ligament, welches die beiden Außenstrahlen zu einer mechanischen Einheit verbindet. *L'* Ligamente, welche den Innenstrahl mit den Außenstrahlen verbinden. *L''* Ligamente, welche den Innenstrahl an der Haut befestigen. *M* Musculusabductor. (Nach Cole and Johnstone.)

Beziehungen der Hautknochenstrahlen zu den Innenstrahlen. Beide Gebilde stimmen bei Teleostiern in ihrer Zahl überein, falls nicht Innenstrahlen rückgebildet sind. Im letzteren Fall (namentlich an den Rändern der Flossen) können dann einzelne Außenstrahlen überschießen. Im übrigen aber bilden sich enge Beziehungen zwischen je zwei antimeren Hautknochenstrahlen aus, so daß diese wie ein Strahl funktionieren, und ferner Beziehungen zwischen je einem solchen dem Hautskelett entstammenden Komplex und einem Innenstrahl, wie dies Fig. 182 veranschaulicht[1]). Letzterer verdient jetzt den oft gebrauchten Namen Flossenstrahlträger.

1) Beim fertigen Tier existieren höchst komplizierte Ausgestaltungen dieses aus heterogenetischen Elementen zusammengesetzten, aber mechanisch einheitlich wirkenden Apparates. Die Flossenstrahlen artikulieren meist gelenkig auf dem Flossenstrahlträger, besondere Sperrvorrichtungen können vorhanden sein und die höhere Differenzierung endet in Weich- oder Stachelstrahlbildungen. Auch kommen Verschiebungen der Außenstrahlen auf andere Innenstrahlen oder fiedrige Kombinationen zu Stande.

Beziehungen der Hautknochenstrahlen zu den Hornfäden. Es ist eine oft behandelte Frage, in welchen genetischen Beziehungen diese beiden Gebilde zu einander stehen. Viele Autoren leiten die Hautknochenstrahlen von den Hornfäden ab (Bruch 1862, Lotz II[4] p. 459, 1862[1]), Swirski 1880, Balfour and Parker A. L. III[5], 1882, Ryder 1886), andere halten beide für voneinander unabhängige Bildungen (Gegenbaur 1865, la Valette 1880, R. G. Harrison II[4] 1893, p. 457). Dazu bemerke ich Folgendes.

Da die Hautknochenstrahlen sich, wie oben gezeigt wurde, zu einer höheren Modifikation der dermalen Skelettteile dadurch entwickeln, daß sich etwa wie beim Schädel enge Beziehungen und schließlich feste Wechselwirkungen zwischen Bestandteilen des Innen- und Außenskelettes anbahnen, so unterscheiden sie sich von den Hornfäden, bei welchen derartiges nicht entsteht, wesentlich durch die topographische und numerische Uebereinstimmung mit den Innenstrahlen. Sollten sich solche Einrichtungen aus gleichmäßig unter sich angeordneten, aber zu den Innenradien in keinem festen numerischen Verhältnis stehenden Gebilden wie den Hornfäden (Fig. 186 p. 185) entwickelt haben, wie es die eine der beiden Hypothesen verlangt, so wäre zu erwarten, daß diejenigen Hornfäden, welche gerade günstig für den Anschluß an die Innenradien situiert sind, weiter entwickelt, die übrigen aber zurückgebildet werden. Beides ist aber, wie mir scheint, in der Teleostierentwickelung nachgewiesen. Denn an der Basis der Flosse sind häufig mehrere Hornfäden von einem Knochenstrahl hülsenartig umschlossen (s. o.). Sie stellen meines Erachtens die durch ihre günstige Lage zur Ausgestaltung höherer Einheiten auserwählten Elemente dar, auf welche sich nun der Knochen ablagert etwa wie ein dermaler Schädelknochen um eine Spange des Primordialcranium[2]). Die nicht qualifizierten Hornfäden aber gelangen in das Innere der Flossen hinein und verschwinden hier (s. o.). Die Hautknochenstrahlen sind also wohl höhere Einheiten als die Hornfäden und von verschiedenartigem mesodermalen Material gegenüber ihnen gebildet, aber deshalb doch nicht als etwas völlig Neues entstanden zu denken.

2. Die Entwickelung der Innenstrahlen der Pinnae.

a) Die frühesten Entwickelungsstadien.

Die unpaaren Skelettstäbe oder deren Derivate, welche sich in der Medianebene der Pinnae entwickeln, bieten gerade in den frühesten Stadien ihres Entstehens ein sehr wechselvolles Bild, sei es daß man verschiedene Familien der Fische embryologisch miteinander vergleicht, sei es daß man die verschiedenen Pinnae desselben Embryo für sich betrachtet. Es empfiehlt sich deshalb, die Entwickelungsvorgänge in bestimmte Gruppen zu sondern.

---

1) Nicht 1862 erschienen, wie l. c. angegeben, sondern 1864.

2) Gerade so wenig wie beim Schädel (um bei diesem zwar in den genetischen Bedingungen sehr verschiedenen, aber anschaulichen Beispiel zu bleiben) die knorpelige Grundlage innerhalb eines jeden Deckknochens gefunden zu werden braucht, ebensowenig ist es nötig, daß in allen Hautknochenstrahlen Hornfäden angelegt sind, denn die letzteren sind ja ohnedies bei Teleostiern in voller Reduktion.

α) Von den Achsengebilden räumlich getrennte Anlagen (Dorsales, Analis, epichordale Caudalis bei Selachiern, Ganoiden, Teleostiern).

Selachier[1]). In den Dorsalflossen ordnet sich bei diesen das Mesoderm so an, daß sich eine kontinuierliche Masse dichtgedrängter Zellen von der ersten Stelle des Auftretens in der Nähe des Rückenmarkes an (Fig. 178b, p. 169) bis an die oberste Kante der Flosse mit deren allmählichem Emporwachsen ausdehnt (Fig. 183, Fig. 185, p. 183). Dieses dichtgedrängte zellenreiche Mesen-

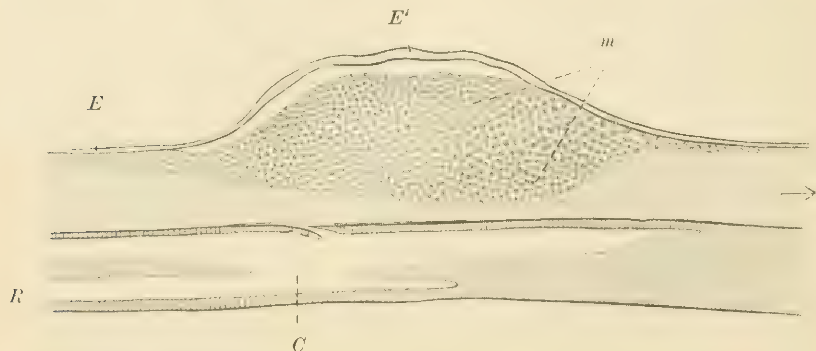


Fig. 183. Mesodermverdichtung in der ersten Dorsalis von Spinax niger (20,5 mm L.) Sagittalschnitt. Der Pfeil zeigt kranialwärts. *E* gewöhnliches Ektoderm der Haut. *E'* Rest des provisorischen Ektodermsaumes, etwas von der Unterlage abgehoben. *m* Mesodermverdichtung. *R* Rückenmark mit sagittal angeschnittenem Medullarkanal *C* (vergl. Fig. 184 C). (Original.)

chym ist aber von der Medulla deutlich getrennt, und Züge embryonalen Bindegewebes schließen, wie auf Querschnitten deutlich ist (Spinax), das Innere der Flosse gleichsam gegen die Achsengebilde zu ab, indem sie von der einen Seite bogenförmig zur anderen verlaufen. Aus dem dichten Mesenchym sondert sich später das Innenskelett der Flosse, indem bei solchen Formen, wie den Scylliiden, bei welchen auch im fertigen Zustand getrennte Knorpelstäbe dasselbe zusammensetzen, separate vorknorpelige Streifen auftreten. Diese verwandeln sich bald in Knorpel, und nachträglich gliedert sich ein jeder der anfänglich einheitlichen Knorpelstäbe in 3 Abschnitte (basales, intermediäres, terminales Segment). Bei den vordersten und hintersten Strahlen einer Flosse können sich weniger Segmente abtrennen. Die Gliederung der Radien ist also etwas Sekundäres.

Bei Flossen, welche im ausgebildeten Zustand keine isolierten Innenradien, sondern statt derselben einheitliche Knorpelplatten besitzen, läßt sich vortrefflich die Reihenfolge der Differenzierung beobachten. Es legen sich, wie ich bei Spinax finde, die Platten als solche an[2]) und zwar kommt im ersten Stadium in der einheitlichen Vor-

1) Für Scylliiden (Pristiurus, Scyllium) besitzen wir gute Untersuchungen von Balfour (A. L. III[3], 1878, 1881), Dohrn (A. L. III[3]) und P. Mayer (1885). Ich folge ihnen in den Angaben über die Entwickelung dieser Formen. Bei anderen Familien fehlen Beobachtungen so gut wie ganz. Ich suchte diese Lücke durch eigene Beobachtungen an Embryonen von Spinax niger Bonap. auszufüllen (Braus 1904).

2) Die zahlreichen von Thacher, Mivart, Haswell u. a. abgebildeten Skelette

knorpelanlage des Skelettes die basale Platte mit der Basis des Pulpaknorpels zum Vorschein, dann bildet sich im zweiten Stadium distal von dieser eine zweite Skelettplatte aus, und im letzten Stadium entstehen erst die den Radien anderer Selachierpinnae entsprechenden Knorpelfortsätze am oberen Rand des distalen Basale, von welchen nur der vorderste und in geringerem Maß der zweite ausgesprochene Formen annehmen (auch bei der fertigen Flosse sind nicht mehr entwickelt). Das zweite Stadium ist in Fig. 184 abgebildet.

Unabhängig von dieser bezüglich der Richtung zum Achsenskelett axifugalen[1]) Entwickelungsrichtung kommt in späteren Stadien

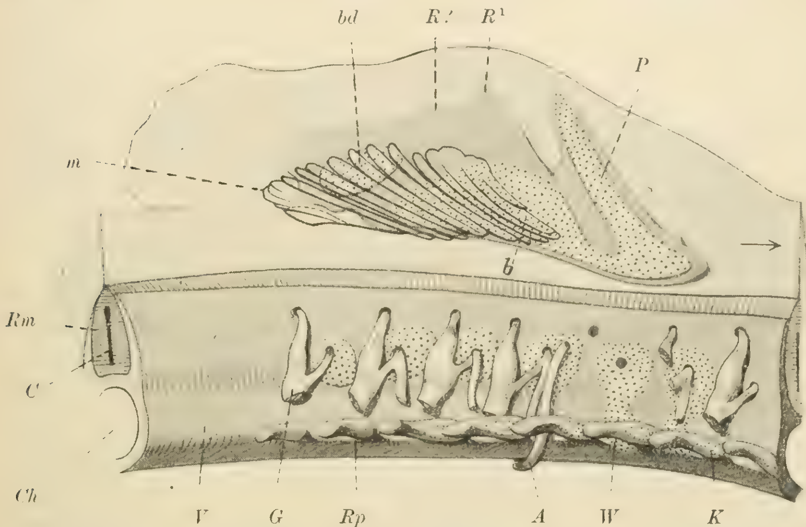


Fig. 184. 1. Dorsalflosse und Wirbelsäule eines Spinax niger (ca. 30 mm L.). Rekonstruktion (nach KASTSCHENKO). Vorknorpel in dunkelgrauem Ton; Knorpel hell und punktiert. *b* proximales Basale. *bd* distales Basale. *P* Pulpaknorpel. *R*¹ u. *R*? Vorknorpelanlagen der Radien. *m* Konturen der Musculi radiales. *Rm* Rückenmark mit *C* (Medullarkanal). *Ch* Chorda. *V* einheitliche Vorknorpelanlage der Wirbelsäule, die den oberen Rand des Rückenmarkes noch nicht ganz erreicht hat. *Rp* Rippenanlagen mit *K* Knorpel. *W* Knorpelanlagen der Wirbel (die hinteren nur teilweise gezeichnet). Ganglien (*G*) mit hinteren und vorderen Nervenwurzeln, Austrittspforten der Nerven, Arterie (*A*) sind stellenweise ganz oder partiell eingetragen. Der Pfeil zeigt kranialwärts. (Original.)

ausgebildeter Pinnae lassen wohl keinen Zweifel, daß die breiten Basalplatten, die an Stelle der parallelen Stäbe bei Selachiern vorkommen und durch eine große Fülle von Uebergangsformen von letzteren abgeleitet werden können, aus ihnen durch Konkreszenz entstanden sind. Auch die fossilen Xenacanthiden besitzen völlig getrennte, pallisadenartig aufgestellte Innenradien, die bis an die Basis der Flosse heranreichen. Bei Spinax kommt, soweit meine Beobachtungen reichen, diese Konkrescenz embryologisch in nichts mehr zum Ausdruck. Doch ist dieselbe hier besonders hochgradig. An hierfür günstigeren Objekten würde sie sich vielleicht in statu nascendi demonstrieren lassen. — Auch legen sich bei Spinax die Querglieder ursprünglicher Strahlen, die Basalplatten, von vornherein als Knorpel getrennt an, während bei Scylliiden nach MAYER (s. o.) erst sekundäre Segmentierung der Radien eintritt.

1) P. MAYER hat allerdings angegeben, bei Scylliiden erfolge die Anlage von vornherein centripetal. Jedoch vermisse ich völlig eine genauere Beschreibung oder Abbildung nach diesbezüglichen Beobachtungen, so daß ich mich hier auf das genau untersuchte und wegen der getrennten Anlage der Querglieder hierfür sehr günstige Objekt (Spinax) stütze.

allerdings auch eine geringe axipetal gerichtete Differenzierung vor. Es rückt dann die proximale Basalplatte nicht nur mit ihrem vorderen, den Pulpaknorpel und auf diesem den spitzen, starken Stachel tragenden Teil an das Knorpelskelett der Achse heran, sondern auch die kaudale Partie des proximalen Basale, welche schräg dorsalwärts von der Anlage des Achsenskelettes abstand (Fig. 184, übrigens auch schon in Fig. 183 erkennbar), senkt sich und befestigt sich mit einer gabelförmigen Verbreiterung auf den Calar- und Intercalarknorpeln der Wirbelsäule. Zu einer direkten Verwachsung kommt es jedoch nicht und, wie es scheint, nirgends bei Squaliden (wohl ist bei der ersten Dorsalis von Holocephalen und bei einzelnen Rochen, z. B. Pristis, ein solcher Zusammenhang vorhanden).

Die Anlagen der Innenradien (oder der von ihnen übrigen Reste, nämlich die Fortsätze des distalen Basale, Fig. 184) stehen von Anfang an in keiner numerischen Korrespondenz mit den Knorpelanlagen der Wirbel im Achsenskelett. Bei ausgebildeten Tieren ist der Zustand meist so, daß einem Körpersegment (repräsentiert durch einen Voll- oder zwei Halbwirbel, ein Myotom und einen Spinalnerven) durchschnittlich ein Innenradius ganz und der Bruchteil eines zweiten entspricht[1]).

Der Anschluß des Flossenskelettes an die knorpelige Wirbelsäule in den Dorsalflossen von Spinax ist also der Entwickelung nach ein sekundärer Prozeß[2]). Es kommt dies auch in der histiogenetischen und topographischen Entwickelung zum Ausdruck. Denn im Skelett der Flosse ist immer die Differenzierung derjenigen der Wirbelsäule des entsprechenden Körperabschnittes ein wenig voraus (P. Mayer) und bei Spinax im zweiten Stadium z. B. die Vorknorpelanlage noch nicht bis zur oberen Kante der Medulla und der Knorpel wenig über die ventralen Nervenlöcher vorgedrungen, während Vorknorpel und Knorpel in der Flosse selbst schon weit gediehen sind (Fig. 184). Man wird also die Verbindung der Skelettelemente der Dorsalflossen bei Haien mit der Wirbelsäule nicht als Zeugen „für ihre vertebrale Abstammung“ (Gegenbaur 1898) verwenden können.

Innenradien und Muskeln. Die Muskulatur der Dorsalflossen legt sich metamer in Form von Knospen an (P. Mayer). Dieselben gleichen den Extremitätenknospen der Pterygien, sind aber in serialer Beziehung von ihnen sehr verschieden, da bei den Pinnae in einer Körperhälfte auf jedes Segment 4 (oder 3)[3]), bei den Pterygien auf jedes

1) Bei Carchariiden sogar 2,5, bei Sphyrna (Analflosse) 3,5 Radien pro Metamer (Thacher 1876, p. 285).

2) Es entspricht dem die Thatsache, daß nur mit starken Basalplatten versehene, also sekundär sehr veränderte Flossenskelette (vergl. p. 180, Anm. 2) in Verbindung mit dem Achsenskelett treten (bei Spinaciden, Rhiniden, Pristiden, Pristiophoriden), während diejenigen Flossen, welche freie oder gering gradig verschmolzene Innenstrahlen besitzen, auch größere Abstände zwischen Achsen- und Eigenskelett aufweisen. Der sekundäre Zusammenschluß steht gewiß in naher Beziehung zur Funktion, da in diesen Fällen die Flosse entweder zur Waffe mit benutzt wird (Stachelstrahl) und deshalb einen Haltpunkt sucht oder vielleicht zur Balancierung des Körpers besonderer Einrichtungen bedarf (bei Anwendung des Rostrums als Säge) u. dergl. m.

3) Nach P. Mayer produziert anfangs jedes Myotom 2 Knospen (Fig. 185), und diese teilen sich später wieder je in 2 Tochterknospen. Dieser Vorgang ist aber durchaus nicht gleich der Teilung der Primärknospen bei den Pterygia in Sekundärknospen (Dohrn), da letztere zu je zweien verschiedenen Seiten der Flosse (der Streck- und Beugeseite) zufallen. Bei den Pinnae bleiben alle 4 Knospen auf

2 Knospen kommen. Bei Spinax sehe ich, daß die metameren Muskelanlagen sich, sobald sie in die Flosse eingedrungen sind, sofort durch Anastomosen zu dysmetameren Muskelbündeln verbinden (Musculi radiales der Pinnae). Gleichzeitig bilden die Flossennerven Geflechte und folgen darin den Umlagerungsprozessen des metameren Materials in den Muskelanlagen. Alles dies geschieht, bevor die peripheren Radienrudimente sichtbar werden, und ohne topographische Beziehung zu diesen (Fig. 184). Die ihrer Genese nach metameren Muskeln und Nerven sind also außer jeder Beziehung zu der am Skelett vorhandenen Segmentierung in Radien, ebenso wie letztere der Beziehung zur Metamerie der Wirbelsäule entbehrt (s. o.).

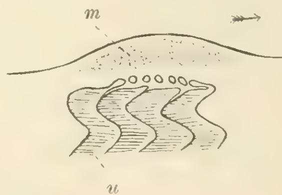


Fig. 185. 2. Dorsalis eines Pristiurusembryo. *m* Mesodermverdichtung. *u* Ursegmente, von welchen sich Muskelknospen teils gerade ablösen, teils abgelöst sind. Nach P. MAYER.

Bei der epichordalen Schwanzflosse sowie bei der Analis ist die Bildung der Innenstrahlen ganz gleich der bei Dorsalflossen (Scylliiden).

Ganoiden. In den Dorsalflossen, in der epichordalen Caudalis und Analis treten wie bei Selachiern die Anlagen der Strahlen getrennt von der Wirbelsäule auf (Lepidosteus, Acipenser, Calamoichthys: BALFOUR and PARKER A. L. III[5], 1882; ebenso bei Polypteruslarven. BUDGETT 1903)[1]).

Teleostier[2]). Bei Salmoniden entstehen die Innenstrahlen (auch Flossenstrahlträger, s. p. 178, oder Interspinalia, s. Interhaemalia genannt), als Vorknorpelstreifen in einem dichten Blastem. Dieses setzt sich aus dem ursprünglichen Flossenmesoderm und aus Muskelzellen zusammen, welche aus Knospen der Ursegmente stammen. So entstehen aus demselben Blastem zu jedem Knorpelstab gleich die zugehörigen Muskeln (Mm. erectores). Anfangs liegen die Skelettstäbe ziemlich senkrecht zur Wirbelsäule, um sich später immer mehr kaudalwärts gegen dieselbe zu neigen. Eine Kontinuität oder numerische Korrespondenz mit den Anlagen der Wirbel besteht

---

der gleichen Seite der Flosse, und das im anderen Körperantimer korrespondierende Myotom produziert auch 4 Knospen, deren Derivate als Antagonisten jener 4 funktionieren. Man darf also durchaus nicht von numerischer Uebereinstimmung der Knospen bei paarigen und unpaaren Flossen sprechen, wie das fast allgemein geschieht.

1) Nach ausgebildeten Tieren zu schließen, ist bei Knorpelganoiden wie bei Selachiern keine numerische Korrespondenz zwischen der Zahl der Innenstrahlen bei Flossen und den Wirbeln derselben Körperregion vorhanden, bei Knochenganoiden jedoch nahe, wenn nicht völlige Zahlenübereinstimmung (MIVART). Ebenso ist von den niederen zu den höheren Formen zu eine allmähliche Abnahme der Quersegmente an den einzelnen Innenradien zu sehen (Reduktion des intermediären und terminalen der 3 ursprünglichen Segmente auf kleine Körperchen oder völliger Verlust des terminalen Gliedes). Endlich sind anfangs mangelnde, später deutliche Zahlenübereinstimmungen zwischen Innen- und Außenstrahlen nachgewiesen (BRIDGE). In allen diesen Punkten, in welchen die Ganoiden den Uebergang zu den Teleostiern bilden, fehlen leider noch ontogenetische Untersuchungen. BUDGETT l. c. hat jedoch bei Polypterus neuerdings festgestellt, daß bei der Larve ein, zwei oder drei Innenstrahlen zwischen je zwei Dornfortsätzen der epichordalen Caudalis liegen.

2) Ich folge wesentlich R. G. HARRISON (II[4], 1893, p. 457), s. auch DUCRET (1894).

nicht. Es kommen bei Lachsembryonen (Dorsalis) auf 13 Innenstrahlen 12 Wirbel[1]).

Die Innenstrahlen der Salmoniden bilden sich nicht wie bei Knorpelfischen in rein kranio-kaudaler Reihenfolge, sondern sowohl die kranialen wie kaudalen Randstrahlen der Pinnae bleiben in der Differenzierung etwas gegen die mittleren zurück. Den retardierten Strahlen fehlen auch manchmal distale Querglieder. Diese Veränderungen sind sekundärer Natur.

Die zuerst angelegten Skelettstäbe entsprechen lediglich den basalen Segmenten (Flossenstrahlträger, axonost nach Cope). Die terminalen (baseost Cope) legen sich später als kleine Knorpelkugeln an, welche sich in dem indifferenten, am distalen Ende der Flossenstrahlträger liegenden Gewebe separat differenzieren. In die freie Flosse wachsen sie nicht, vielmehr vereinigen sich die basalen Enden der Außenstrahlen mit ihnen an der Stätte ihres ersten Auftauchens (Fig. 182, p. 178).

Ueber die Anlage von intermediären Segmenten ist nichts bekannt. Doch sind sie bei vielen ausgewachsenen Teleostiern gefunden (Bridge). Wahrscheinlich differenzieren sie sich in späten, bisher wenig beachteten Entwickelungsstadien separat wie die Terminalglieder in dem indifferenten Zwischengewebe zwischen basalem und terminalem Segment. Basales und intermediäres Segment verknöchern regelmäßig, das terminale verhält sich wechselnd.

Das Längenwachstum der Flossenstrahlträger erfolgt im Anschluß daran, daß die Rumpfmuskulatur sich verdickt und dadurch die Flossenleiste immer höher über das Achsenskelett emporhebt.

Es entsteht dabei der Anschein, als ob die Flossenstrahlträger mit ihren basalen Enden auf die Wirbelsäule zu wüchsen, und Harrison (II [4], 1893) faßt den Prozeß auch als solchen auf. Es ist mir jedoch kaum zweifelhaft, daß hier wie bei allen übrigen Fischen in Wirklichkeit axifugales Wachstum vorliegt, welches nur dadurch maskiert wird, daß sich gleichzeitig die periphere Marke, d. h. der dorsale Kontur des Rumpfes verschiebt.

β) Mit den Achsengebilden räumlich zusammenhängende Anlagen (hypochordale Caudalis aller Fische, Pinna der Dipnoi).

Alle Autoren[2]) stimmen darin überein, daß die hypochordalen Innenstrahlen der Caudalis bei allen Fischen in der Anlage kontinuierlich mit den Hämalbogen der Schwanzwirbel zusammenhängen. Sie werden deshalb als verlängerte Hämaldornen (Proc. spinosi) derselben bezeichnet.

Selachier. Ehe sich die Knorpelanlagen der Hämalbogen über den Gefäßen der Schwanzwirbelsäule knorpelig geschlossen haben, bildet sich in kontinuierlichem Verband mit dem skeletogenen, den Verschluß vorbereitenden Gewebe eine Reihe dunkler Streifen

1) Bei Amiurus (Mc Murrich 1884) kommen bis zu 2, bei Pleuronectes (Cole 1901) bis 9 (oder mehr) Flossenstrahlträger auf ein Körpersegment. Im letzteren Fall (Pleuronectes) fassen mehrere auf einem besonders großen Strahl Posto (fiedrige Anordnung).

2) Mit einer Ausnahme, siehe unten unter Selachier.

aus, welche aus dicht gelagerten Mesodermzellen bestehen und von welchen je einer auf einen Halbwirbel kommt (Fig. 186). Es sind das

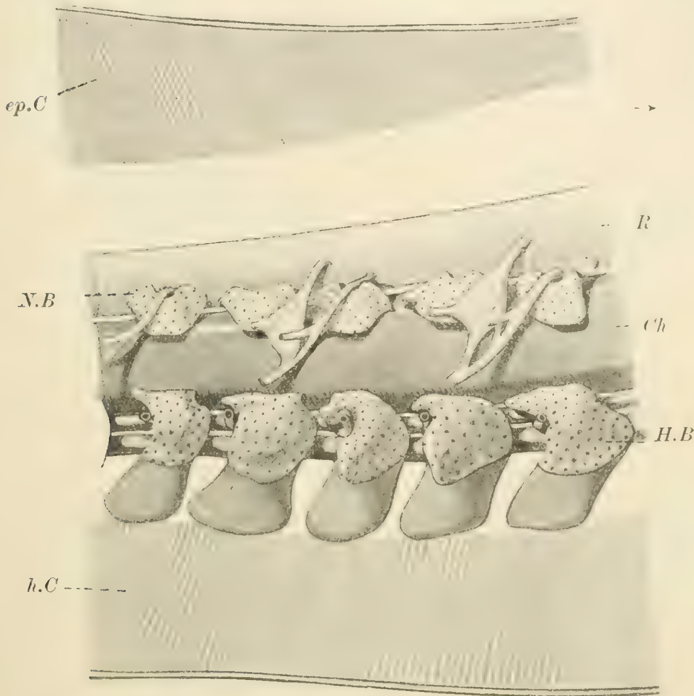


Fig. 186. Anlagen der Neural- und Hämalbogen nebst Hämaldornen im Schwanz eines Spinaxembryos (derselbe Embryo wie bei Fig. 7, Rekonstruktion nach KASTSCHENKO). *ep. C* epichordale Kaudalflosse (mit dünnen, dicht stehenden Hornfäden). *h.C* hypochordale Kaudalflosse (mit fast doppelt so dicken, weniger zahlreichen Hornfäden). *R* Rückenmark. *Ch* Chorda. *NB* Anlagen der Neuralbogen. Es kommen je zwei Wirbelanlagen auf ein Segment, denn immer der zweite Knorpelkern umwächst eine ventrale metamere Nervenwurzel. *H.B* Anlagen der Hämalbogen. Sie umschließen die Art. und Vena caudalis. Es sitzen ihnen die kaum als Vorknorpel zu bezeichnenden (dunkel getönten) Dornfortsätze auf. (Original.)

die Anlagen der Hämaldornen, die später länger terminalwärts auswachsen, bis der ausgebildete Zustand erreicht ist. Eine Abgliederung findet bei vielen Haien (auch bei Spinax, Fig. 186) nie statt.

Bei manchen Selachiern ist im fertigen Zustand eine Quergliederung einiger Hämaldornen oder eine völlige Loslösung von den Hämalbogen gefunden worden (Fig. 187). Es vollziehen sich solche Prozesse also wohl sekundär.

Während BALFOUR and PARKER (A. L. III[5], 1882, p. 406) entwickelungsgeschichtlich die Kontinuität zwischen hypochordalen Innenradien und Hämalbogen behaupten, was ich bei Spinax niger bestätigen kann, und die vergleichend-anatomischen Untersuchungen sämtlich für diese eintreten (THACHER, MIVART, HASWELL), behauptet P. MAYER (1885, p. 242), „daß der Knorpel wie bei allen anderen Flossen erst sekundär

mit der Wirbelsäule in Verbindung tritt". Vorläufig steht diese Behauptung ganz vereinzelt da; für mein Objekt trifft sie gewiß nicht zu [1]).

Ganoiden. Bei Lepidosteus entwickelt sich das Innenskelet der hypochordalen Schwanzflosse auch aus Hämaldornen (Balfour und Parker A. L. III [5] 1882, p. 406). Dasselbe ist bei der Larve von Polypterus gefunden worden (Budgett 1903).

Teleostier [2]). Obgleich gerade der hypochordale Teil der Schwanzflosse bei ihnen später starke Veränderungen eingeht, (Homocerkie, s. diesen Abschnitt unter b), so sind doch die frühesten Stadien noch an den meisten Stellen in Uebereinstimmung mit den Befunden bei niederen Fischen. Die betreffenden Innenradien werden hier Hypuralknochen genannt.

Die meisten Strahlen legen sich knorpelig als typische Hämaldornen an. Doch entstehen immer einige (nach der Schwanzspitze zu liegende) isoliert von den Hämalbogen (Fig. 188, der kaudalste Strahl). Von den Autoren werden Radien wie die letzteren entweder für etwas von den übrigen Dornen Verschiedenes erklärt und mit separat sich anlegenden Strahlen anderer Flossen (z. B. des epichordalen Teiles der Caudalis) verglichen, oder für reduzierte Hämaldornen gehalten, bei denen Wirbelkörper und -bogen verloren gingen, und deshalb in späteren Stadien Konkrescenzen [3]) mit anderen serialen Elementen des Achsenskelettes möglich sind.

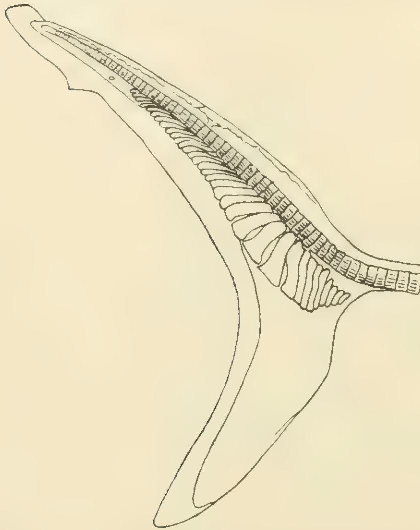


Fig. 187. Schwanzflosse von Lamna cornubica (nach Mivart). Die am weitesten rechts befindlichen Hämaldornen sind von der Wirbelsäule durch einen ziemlich breiten Zwischenraum getrennt.

Dipnoi. Es kommen hier sämtliche Innenradien der ganzen Pinna (sowohl der dorsalen wie ventralen Partie) in Betracht; denn

1) Die einzige Figur, welche nach der ganz allgemein gehaltenen Bezugnahme P. Mayer's auf seine Tafeln und bei dem Mangel näherer Angaben über seine Befunde im Text zur Beurteilung in Frage kommen könnte, befindet sich Taf. 16, Fig. 5 l. c.; denn alle anderen seiner Abbildungen demonstrieren im Gegenteil die Kontinuität der Hämaldornen mit den ventralen Bogen. Diese Figur bildet aber einen reinen Querschnitt ab und ist deshalb nicht beweiskräftig für die Diskontinuität, welche in ihr allerdings dargestellt ist; denn nach des Autors eigener, richtiger Bemerkung sind „reine Querschnitte nicht zu brauchen, weil sie die schräg nach hinten gerichtete Flosse (soll heißen: Flossenstrahlen) nicht in der richtigen Weise treffen".

2) Litteratur: Aug. Müller 1853, Lotz 1864 (II [6], p. 459), Balfour u. Parker 1882 (A. L. III [5], p. 78), Ducret 1894, F. Schmitt 1901.

3) Bei ausgebildeten Teleostiern finden sich die mannigfachsten Variationen in dem Verhalten der verknöcherten Innenradien sowohl zu den Wirbeln wie untereinander. Es sind manchmal Knochenplatten vorhanden, welche offenbar durch Konkrescenz entstanden sind und nicht mehr mit der Wirbelsäule zusammenhängen. Alle diese Befunde sind vergleichend-anatomisch mit den einfachen Zuständen bei Knochenganoiden leicht verknüpfbar (Balfour u. Parker).

alle verhalten sich ganz gleich, indem sie von der Achse des Körpers aus axifugal auswachsen.

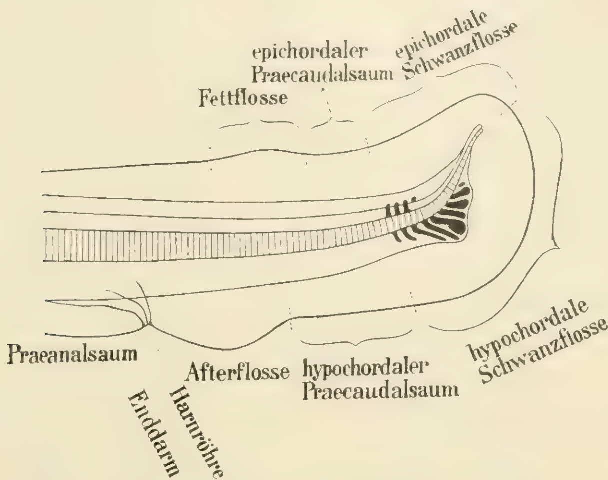


Fig. 188. Schwanz eines Bachforellenembryos (Rekonstruktion). Von rechts nach links folgen unter den eingetragenen Knorpeln (schwarz) aufeinander: a) in der epichordalen Schwanzflosse: die Neuralbogen des sechst-, fünft- und viertletzten Wirbels und der zum drittletzten Wirbel gehörige epichordale Flossenträger. b) in der hypochordalen Schwanzflosse: die Hämalbogen des sechst-, fünft-, viert- und drittletzten Wirbels, die zwei hypochordalen Flossenträger des zweitletzten und die beiden des letzten Wirbels und der erste freie hypochordale Flossenträger. Nach F. SCHMITT.

„Die unpaare Flosse von Lepidosiren wird gestützt durch Elemente, welche als wahre Dornfortsätze zur Wirbelsäule gehören. Die Innenstrahlen der dorsalen und ventralen Teile derselben sind wirklich homologe Gebilde. Es existiert keine Spur von irgendwelchen Innenradien, welche zwischen den Dornfortsätzen der Wirbelsäule und unabhängig von Neuraldornen entständen“ (G. KERR 1902)[1].

Wie bei Selachiern (Scylliiden) legen sich die Radien als einheitliche Knorpel an und zerfallen nachträglich in die typischen 3 Querglieder.

Das terminale Längenwachstum der Innenradien führt dieselben nicht über die Basis der Flosse hinaus, denn die freie Flosse ist lediglich von Elementen des Außenskelettes gestützt.

γ) Beurteilung der verschiedenartigen Anlagen von Innenradien der Pinnae.

Da die unpaaren Einzelflossen sich einerseits aus einer einheitlichen Saumflosse ontogenetisch differenzieren, andererseits ihr Skelett sich in zwei verschiedenen Arten anlegt, befinden wir uns der Ontogenese gegenüber in dem Konflikt, welcher dieser beiden Thatsachengruppen wir für die phylogenetische Beurteilung die größere Beweiskraft zuerkennen sollen. Denn die erstere führt dazu, alle Pinnae für

1) Da in der Litteratur noch keine Angaben über die Entwickelung dieser Teile bekannt gemacht sind, hatte mein Freund Herr Professor KERR (Glasgow) die Liebenswürdigkeit, mir brieflich diese Beobachtungen mitzuteilen.

serial homologe Bildungen von korrespondierendem Bau[1]) zu halten: letztere dagegen legt eine primäre Trennung in verschieden entstandene Extremitäten (vom Achsenskelett abhängige und von ihm unabhängige Bildungen) nahe.

In der That gehen die Auffassungen bei den verschiedenen Autoren sehr auseinander. Es giebt verschiedene Möglichkeiten der Deutung, die sämtlich ihre Vertreter gefunden haben:

1) Alle Unpaarflossen sind serial homolog. Ihr Skelett ist von der Wirbelsäule aus entstanden. Die separaten Anlagen beruhen auf Caenogenese. Gegenbaur, 1874, 1898.

2) Alle Unpaarflossen sind serial homolog. Ihr Skelett ist frei in denselben entstanden. Alle in Kontinuität mit der Wirbelsäule auftauchenden Skelettteile (soweit überhaupt solche Anlagen zugegeben werden) entwickeln sich cänogenetisch. Thacher 1877, Mivart 1879, Dohrn 1884 (A. L. 3, p. 76). P. Mayer 1886.

3) Die Unpaarflossen sind nicht homolog. Es gehören diejenigen zusammen, deren Skelett unabhängig von der Wirbelsäule entsteht (Gruppe α, p. 180), und diejenigen, deren Skelett sich als Hämaldornen entwickelt (einziger Vertreter ist die hypochordale Schwanzflosse). Die Pinna der Dipnoi gehört nicht hierher, da sie als sekundäre Neubildung gedeutet wird. A. Schneider 1879, Balfour and Parker 1882 (A. L. III[5], p. 78).

Die Entscheidung für die Auffassung der Skeletogenese bei den Pinnae liegt bei den Dipnoern. Denn bei ihnen findet sich eine einheitliche Flossenanlage **zusammen** mit einer einheitlichen Anlage des Innenskelettes in allen Teilen der Flosse. Da dort das Skelett als wahre Dornfortsätze[2]) von Neural- und Hämalbogen entsteht (p. 187), so ist damit der hypothetisch postulierte Vorgang thatsächlich demonstriert.

Bei den Pinnae der Selachier, Ganoiden und Teleostier ist der gleiche Vorgang im allgemeinen nur an der hypochordalen Caudalis beobachtet. Doch kommt auch hier ausnahmsweise die Separation von Anlagen[3]) (Selachier, Fig. 10, p. 20) oder sogar eine von vornherein separate Entstehung von Strahlen vor (Teleostier, p. 186).

1) Besonders klar ist dies bei der Analflosse und hypochordalen Schwanzflosse der Ganoiden und Teleostier. Denn letztere ist ersterer in der Entwickelung so ähnlich, daß sie als seriales Homodynam derselben ihrer Genese nach aufgefaßt wird (2. Analis, A. Agassiz, s. p. 173). Trotzdem gehört bei jeder von ihnen die Skelettentwickelung einem anderen Typus an.

2) Es sei hier besonders hervorgehoben, daß es dabei gar nicht so sehr auf einen direkten Zusammenhang der auswachsenden Innenradien mit den Neural- oder Hämalbogen ankommt. Die örtliche Lokalisation der ersten Anlagen im skeletogenen Bezirk der Körperachse und die mit der Metamerie der letzteren übereinstimmende Gliederung sind vielmehr das Bestimmende. Es kann sehr wohl dabei die Chondrifikation in den Innenradien der Flosse früher auftreten, als die Knorpel der Wirbelsäulenbogen sich über der Medulla oder den Kaudalgefäßen geschlossen haben. Es fließen dann erst in den folgenden Stadien, wenn die Radien terminalwärts (also axifugal) schon ausgewachsen sind, die Basalportionen mit den Kuppen der Bogen zusammen (so ist es nach G. Kerr's Mitteilungen auch bei Lepidosiren). Solche territoriale Gliederungen einheitlich entstandener Skelettanlagen in der histiogenetischen Differenzierung (z. B. auch bei den Wirbelanlagen selbst) sind aber nichts Besonderes. Wir werden ihnen bei den paarigen Extremitäten noch häufig begegnen. Ich verweise deshalb auf spätere Kapitel.

3) Auch bei Protopterus findet Jacquet in der hypochordalen Caudalis einzelne separate Innenstrahlen.

Andererseits ist zwar bei den Dorsalflossen, der Analis und epichordalen Caudalis dieser Fische im Allgemeinen eine separate Anlage beobachtet, ausnahmsweise scheint aber im ersten Stadium bereits ein Anschluß von Innenradien an die Neuralbogen zu bestehen. Wenigstens bildet P. MAYER (1885) einen solchen Fall aus dem hintersten Teil der Schwanzwirbelsäule bei Selachiern ab (Fig. 189) [1]). Bei aller Verschiedenheit in der Entwickelung fehlt es also doch nicht an Uebergängen (Beginn örtlich von der Wirbelsäule getrennter Anlagen in der Gruppe β, Reste örtlich mit dem Achsenskelett zusammenhängender Anlagen in der Gruppe α), welche die Kluft zwischen den beiden verschiedenen Typen als keine primäre erscheinen lassen. Es kommt hinzu, daß bei Dipnoern kein Anhaltspunkt für die Ansicht gegeben ist, es könnten dort anstatt primärer Entwickelungsvorgänge

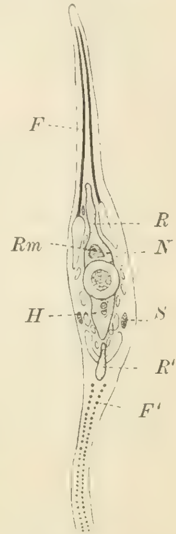


Fig. 189. Schrägschnitt durch die Schwanzflosse eines Embryos von Scyllium canicula (parallel zu den epichordalen Innenradien geführt). *N* Neuralbogen. *H* Hämalbogen. *R* epichordaler Innenstrahl, längs getroffen. *R'* hypochordaler Innenstrahl (schräg getroffen). *F* epichordale Hornfäden (im Längsschnitt). *F'* hypochordale Hornfäden (im Querschnitt). *Rm* Rückenmark. *S* Seitenlinie. Nach P. MAYER.

sekundäre eingetreten sein (p. 175, Anm. 1). Besonders wichtig erscheint mir endlich die Thatsache, daß auch die örtlich vom Achsenskelett entfernt auftretenden Innenstrahlen ebenso wie die primär von ihm aus sich entwickelnden axifugal wachsen (Selachier, p. 181). Dadurch wird noch auf die allen gleiche Entwickelungsstätte hingewiesen.

Die Fälle, in welchen axipetales Wachstum vorkommt (Dorsalflossen mancher Selachier, hypochordale Caudalis mancher Teleostier) sind späte Neubildungen.

Phylogenetische Schlüsse: Aus mechanischen Gründen, welche auf p. 176 besprochen sind, muß das Bestreben bestehen, wenn das starre Innenskelett sich vergrößert und in die freie Flosse selbst hineinwächst, eine basale Lösung der Radien von der Körperachse herbeizuführen. Da aus den gleichen Gründen eine Auflösung der Gesamtpinna in Einzelflossen zu stande kam, so wurde auch die Konstanz der serialen Topographie zu der Wirbelsäule nicht immer gewahrt. Denn Verschiebungen von Pinnae an weniger bewegte Stellen des Rumpfes waren nicht mehr gehindert, seitdem die Innenradien zu separaten Strahlen geworden waren. In der Ontogenie wird offenbar dieser ganze komplizierte Vorgang, wie er durch Kombination der Einzelbefunde erschlossen werden kann, nicht mehr in seiner Totalität rekapituliert, sondern das Skelett wird für unsere Beobachtungsmittel gleich an der Stelle sichtbar, an welcher es beim ausgebildeten Tier zu finden ist. Da in-

1) Auch hat R. SEMON (1898, p. 107, allerdings ohne nähere Beschreibung) angegeben, solche Zusammenhänge in der Ontogenie gesehen zu haben. — Bei ausgebildeten Tieren (z. B. Carcharodon, T. J. PARKER 1887) ist beobachtet worden, daß an der Schwanzspitze eine einheitliche Knorpelplatte bestand, die aus Wirbeln samt Hämal- und Neuraldornen zusammengesetzt war. Dabei entsprachen die letzteren serial völlig den separaten Innenstrahlen, die kranialwärts von ihnen lagen.

folgedessen die örtlichen Beziehungen zu den ausganggebenden Metameren nicht mehr bestehen, kann auch keine Kontinuität der Anlage mit den Segmenten der Wirbelsäule zum Ausdruck kommen. Ist eine solche vorhanden, so haben sich neuerdings Verbindungen dysmetamerer Natur aus besonderen Gründen gebildet (axipetales Wachstum, p. 182)[1]).

δ) Anhang: Entwickelung des Innenskelettes der Pinnae bei Petromyzonten (Myxinoiden, Acranier).

Das Skelettgewebe in den Pinnae bei Querdern[2]) besteht aus einer eigenartigen, diesen Gebilden sowie Teilen des Achsenskelettes und Kiemenkorbes jener Tiere eigentümlichen Art von Knorpelgewebe.

Die Formentwickelung verläuft so, daß anfangs ein longitudinaler Verdichtungsstreifen im Mesoderm auftritt (Chondrodermis, SCHAFFER), welcher dicht über der epaxialen Achsenhülle liegt, dann aber mit zunehmender Erhebung des unpaaren Flossensaumes der Kuppe des letzteren folgt und sich entsprechend von der Körperachse entfernt (Fig. 190). An der Schwanzspitze jedoch bleibt der ursprüngliche Zusammenhang mit der skeletogenen, Chorda und Rückenmark umhüllenden Scheide noch lange erhalten (Fig. 191). Mit dem Empor-

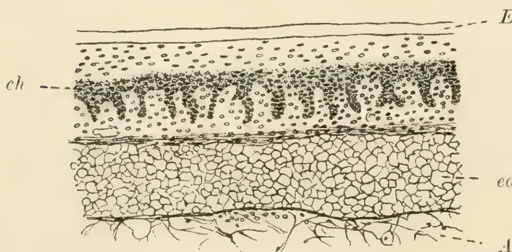


Fig. 190. Medianer Längsschnitt durch die Rückenflosse eines Ammocoetes (3 cm L.). *ch* Chondrodermis mit Anfängen der Strahlenbildung. *A* arachnoideales Füllgewebe oberhalb des Rückenmarkes. *ea* epaxiales Gewebe. *E* Epidermis. Nach J. SCHAFFER.

1) Der Mangel von Beziehungen zur Körpermetamerie kommt bei den Dorsalflossen auch an den ontogenetischen Verhältnissen zwischen den Innenstrahlen und Muskelanlagen (Nerven) zum Ausdruck. Beträchtliche Discrepanzen bestehen hier gleich von der ersten Formierung der Mm. radiales an (p. 183). Untersuchungen darüber, ob diese aus primär konkordanten Lagerungen der Skelettstäbe und Muskelknospen sich entwickelten, bestehen nicht. Der bloße Nachweis von Plexusbildungen der Nerven (P. MAYER) sagt nichts aus über die Genese und den Verlauf der Verschiebungen bei den zugehörigen Muskelelementen. Es sei nur darauf hingedeutet, daß primär konkordante Teile, die discrepant geworden sind, unter Umständen in denselben Zwischenstadien angetroffen werden können, wie primär discrepante Teile, welche im Begriff sind, sich in konkordante umzuwandeln. Aufschluß giebt also nur der Nachweis der Entwickelungsrichtung, nicht ein einziges, selbst durch längere ontogenetische Etappen stillstehendes Entwickelungsstadium.

Immerhin ist es möglich, daß die Discrepanz zwischen Innenradien und Muskulatur phyletisch sehr alt und für die jetzigen Skelettstäbe sogar primär wäre. Bei Holocephalen ist nämlich keine ausgeprägte Achsenskelettgliederung in diskrete Wirbel vorhanden (denn die vorkommende Segmentierung entspricht nicht der Körpermetamerie) und trotzdem besitzen die Pinnae bereits Radien, von denen mehrere auf ein Körpermetamer kommen (vgl. auch Petromyzonten und Myxinoiden). Hätte sich die metamer angelegte Muskulatur in ähnlichen phylogenetischen Urzuständen bereits zu höheren, polyneuren Muskelindividuen entwickelt und mit den polymeren Radien verbunden, so wäre bei nachträglicher Auswahl je eines Radius pro Körper- und Wirbelsegment (und Verlust der überschüssigen) von vornherein Diskrepanz zwischen Mm. radiales und definitiven Strahlen vorhanden gewesen.

2) Litteratur bei A. SCHNEIDER 1879, p. 53 (A. L. III[2]), VOGT-YOUNG 1889—1894, BUJOR 1891 (II[1], p. 34), SCHAFFER 1901. Ich folge im wesentlichen der sorgfältigen Untersuchung SCHAFFER's.

rücken der Chondrodermis bleiben an segmental wiederkehrenden, zahlreichen Stellen Teile des verdichteten Gewebsstreifens zurück, die sich gleichsam aus der ersten Anlage bei der Fortbewegung vom Entstehungsort ausspinnen (Fig. 190, 191). Indem die Matrix weiter

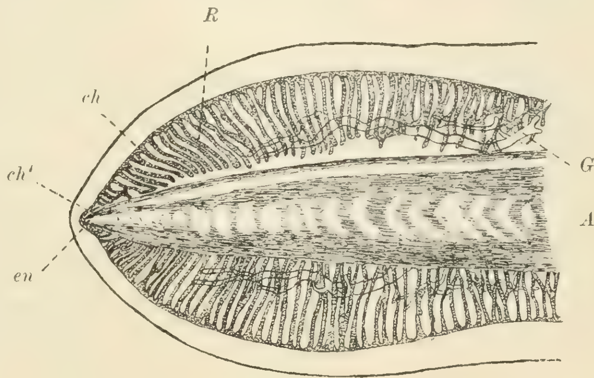


Fig. 191. Schwanzende eines Ammocoetes (5 cm L., Totalpräparat). *A* Achsenstrang mit aufliegender metamerer Muskulatur (Inscriptiones tendineae: hell). In demselben verborgen die Chorda und das Rückenmark mit seinem arachnoidealen Füllgewebe. *ch* Chondrodermis mit den Radien *R*. *ch'* Stelle, an welcher die Chondrodermis dem freien Ende des Rückenmarkes (*en*) unmittelbar aufliegt. *G* Gefäße. Nach J. SCHAFFER.

und weiter peripherwärts der Kante des höher emporwachsenden Flossensaumes folgt, verlängern sich die von ihr sich ausspinnenden Strahlen successive und wandeln sich dabei langsam in Knorpel um.

W a c h s t u m s r i c h t u n g. Die dem Achsenskelett zunächst liegenden Teile der Radien sind die ä l t e s t e n (auch im histiologischen Aufbau ist dies daran kenntlich, daß sich hier zuerst Knorpelgrundsubstanz bildet), die apikalen die j ü n g s t e n. Das Wachstum ist also a x i f u g a l[1]) gerichtet wie bei den Innenradien der Fische; der einzige Unterschied der Formentwickelung der Einzelradien besteht darin, daß ihre Spitze vom ersten Beginn bis zum Abschluß des relativen Wachstums mit denen der Nachbarn verbunden ist und so eine einheitliche Matrix (Chondrodermis) bildet. Außerdem aber verlängern sich die Knorpelstrahlen bis an den Außenrand der Pinnae, während bei Fischen nie eine so weite Ausdehnung in die freie Flosse hinein stattfindet, in vielen Fällen sogar die Innenradien bereits an der Basis der freien Flosse enden.

Im allgemeinen entstehen auf die geschilderte Weise zuerst die dorsalen Strahlen im ganzen Bereich der Rücken- und Schwanzflosse und zwar kranio-kaudalwärts einer nach dem anderen. Doch können ausnahmsweise ventrale Radien bereits angelegt werden, ehe alle oder sogar ehe die ersten dorsalen Strahlen vorhanden sind. Die Z a h l der angelegten Radien ist sehr beträchtlich und viel größer als die Zahl der Metameren, denen die Flosse entspricht (Fig. 191, bei Petromyzon marinus bis zu 4 Strahlen pro Metamer). Auch bewahren die Radien nicht immer ihre Selbständigkeit. Verschmelzungen, Spaltungen, Anastomosen treten häufig während des Auswachsens ein (Fig. 191) und geben Anlaß zu zweizipfligen Formen und dergl. unter den fertigen Strahlen. Trennen sich Teile der Matrix als kleine Inseln ab, wie es auch vorkommt (Fig. 192 *J*), so tritt keine Weiterentwickelung derselben ein.

---

1) Nimmt man die Chondrodermis als Fixpunkt, so entsteht allerdings der A n s c h e i n, als ob die Radien axipetal entständen (SCHAFFER).

In späteren Stadien der Entwickelung wachsen die proximalen Enden der Strahlen mit den Zellen der skelettogenen Scheide, die das Rückenmark nebst seinem epaxialen Fettgewebe, sowie die Chorda und hypaxialen Blutgefäße umgiebt, zusammen (Fig. 192). Sie biegen sich dabei basal um und nähern sich dadurch den Nachbarstrahlen. Durch Apposition von neuem, aus dem skeletogenen Gewebe entstehenden

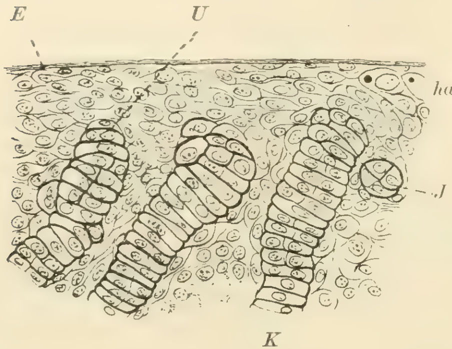


Fig. 192. Medianer Längsschnitt durch das hypochordale Gewebe und die basalen Enden der Schwanzflossenstrahlen eines Ammocoetes (4,5 cm). *E* Elastica chordae. *ha* hypochordales Gewebe. *U* Uebergang von Zellen des hypochordalen Gewebes in Vorknorpel. *K* Radien, aus Vorknorpel bestehend. *J* Vorknorpelinsel. (Nach J. Schaffer.)

Knorpel bilden sich schließlich Knorpelleisten, von denen je eine longitudinal, epaxonisch und hypaxonisch, verläuft. Es sind dies Gebilde, welche mit oberen und unteren Bogen bei Fischen vergleichbar sind und manchmal auch schon eine Gliederung, entsprechend diesen, erkennen lassen.

Während so in der Caudalflosse ein Konnex zwischen Strahlen der Pinna und axialen Skelettteilen besteht, bilden sich in der Gegend der Dorsalflosse die oberen Bogen räumlich getrennt von den Radien.

Phylogenetische Schlußfolgerungen. Thacher (1876) hat darin, daß die Zahl der Radien in den Pinnae der Petromyzonten in keiner direkten Relation zu der Metamerie des Körpers steht, einen Grund gesehen, der gegen die Ableitung dieser Gebilde vom Achsenskelett zeuge. Doch sind die erst in Anfängen vorhandenen knorpeligen Elemente der Wirbelsäule selbst bei Petromyzon nicht streng an die Körpermetamerie gebunden [1]). Und doch wird niemand leugnen, daß sie zum Achsenskelett gehören.

Es scheint andererseits eine Kontinuität des Zellenmateriales, aus welchem die Matrix der Knorpelstrahlen (Chondrodermis) und die Knorpelbogen der Wirbelsäule hervorgehen, bei der Schwanzflosse zu bestehen [2]). Dies zeugt dafür, daß das skelettogene Gewebe der Körperachse der Entstehungsort ist, von dem die Radien ausgehen. Die axifugale Wachstumsrichtung ist ein weiteres Zeugnis.

---

1) Es fallen durchschnittlich mehrere auf ein Segment. Ebenso wie bei höheren Vertebraten sich hier eine mit der Körpermetamerie korrespondierende Gliederung (Wirbel) herausbildet, kann dies auch bei den Radien der Pinnae geschehen.

2) Schaffer schildert, wie oben beschrieben, die Lokalität, an welcher die Chondrodermis anfänglich entsteht und an welcher sich die skeletogenen Zellen für die Knorpel des Achsenskelettes selbst sondern, wenn ich ihn richtig verstehe, als dieselbe. Seine Auffassung, daß die Radien mit ihren basalen Enden in das vesiculöse Gewebe mit seinen indifferenten Zellen „einwachsen", ist damit nicht im Einklang. Das „Wachsen" findet ja gerade am anderen apicalen Ende der Strahlen statt! Vielmehr scheint mir hier ein ganz ähnlicher Fall zeitlicher Differenzen in der Sonderung von Knorpelgewebe innerhalb einer einheitlichen Skelettanlage vorzuliegen, wie manchmal bei Fischen (vergl. p. 188 Anm. 2). Die Zeitfolge und Lokalisation der ersten Chondrifikationen besitzt keine besondere phylogenetische Beweiskraft (siehe auch Kapitel über Schultergürtel der Tetrapoden etc.).

Wenn andererseits in den Rückenflossen sich die Radien der Pinna und die Neuralbogen örtlich getrennt ausbilden, so ist daran zu erinnern, daß bei Fischen Aehnliches (in der Gruppe α p. 180) auch vorkommt, ohne daß daraus der Schluß gezogen werden dürfte, daß gerade diese Diskontinuität das Primäre sei. Auch bei den Dorsalflossen ist die Wachstumsrichtung noch die axifugale.

Myxinoiden und Acranier. Bei Myxinoiden stehen embryologische Untersuchungen über die Skelettverhältnisse der Pinnae noch aus. Doch haben neuere Untersuchungen an Bdellostoma Dombeyi (Ayers u. Jackson 1901) größere Uebereinstimmung der ausgebildeten Zustände mit denen von Petromyzon ergeben, als dies nach den älteren Angaben der Fall zu sein schien[1]. Es verläuft deshalb wahrscheinlich auch die Entwickelung ähnlich wie bei diesen.

Beim Amphioxus ist die Frage ungelöst, ob überhaupt Gebilde existieren, welche als Vorläufer der Radien höherer Vertebraten gelten können. Es sind sowohl die Flossenkästchen seiner einheitlichen Pinnae, wie auch die Gallertpapillen, die in jenen liegen, vermutungsweise als solche bezeichnet worden[2].

b) Das Innenskelett der Pinnae in der späteren Entwickelung.

Schwanzflosse. Sie macht von allen Pinnae die größten Veränderungen durch. Bei Selachiern wachsen die hypochordalen Innenradien besonders stark aus, vor allem aber bildet die Haut meist einen, von starken und langen Hornfäden gestützten hypochordalen Lappen (Fig. 187 p. 186, weiße Partie). Es entwickelt sich so sekundär die Heterocerkie des Schwanzes[3]. Bei Ganoiden findet sich dasselbe; bei Knochenganoiden kommen aber schon sekundäre Rückbildungen hinzu, da die in jungen Stadien vorhandene primäre Schwanzspitze zu einem fadenähnlichen Anhängsel wird und schließlich verloren geht (Lepidosteus, Balfour und Parker, A. L. III[5], 1882). Bei Teleostiern legt sich häufig noch das ursprüngliche Schwanzende der Wirbelsäule als ein Skelettstück an, welches schräg dorsalwärts aus der Anlage der definitiven Flosse herausragt und auch noch mit rudimentären Hämaldornen besetzt ist. Meistens je-

1) Anlagen von Bogen der Wirbelsäule sind auch bei Bdellostoma schon vorhanden (am Schwanz sogar ein vollständiger Bogen) und stehen auch hier in Konnex mit den Strahlen der Pinnae. Die im kranialen Teil der Rücken- und Schwanzflosse liegenden Radien sind nicht wie die weiter kaudalwärts auf sie folgenden basal mit einer ep- oder hypaxialen Längsleiste verbunden und ungefähr metamer angeordnet. Flossenmuskulatur soll bei Myxinoiden fehlen.

2) Die erstere Hypothese stammt von Thacher 1877, die letztere von Lancester und Willey 1890. Die Kästchen sind Hohlräume, von denen in der Dorsalflosse 4—5, im Präanalsaum 3—4 auf jedes Myomer fallen. Im letzteren beginnen sie zu einem Längskanal zu verschmelzen (ebenso in bestimmten Teilen der Caudalflosse). Manche Autoren (Schneider 1879, van Wijhe 1901) vermuten, daß die Zwischenwände der Kästchen mit Muskelelementen belegt sind. — Die Gallertpapillen sind kegelförmige Erhebungen auf dem Boden der Kästchen. In manchen Teilen der Flosse (vorderster Teil der Dorsalflosse, Präanalsaum) sind sie paarig, in den übrigen unpaar, und in den aus Kästchen entstandenen Kanälen abortiv. Ob das paarige Vorkommen aus dem unpaaren Zustand abgeleitet werden soll oder umgekehrt, unterliegt noch Kontroversen.

3) Es sei kurz erwähnt, daß manche Paläontologen umgekehrt die Diphycerkie von der Heterocerkie abzuleiten versuchen (Dollo, Traquair). In der Ontogenie findet diese Ansicht keine Bestätigung.

doch ist von vornherein die Chorda stark nach oben gekrümmt und das Ende der Wirbelsäule reduziert. Dadurch wird der Platz ausgespart, in welchem sich besonders lange Hämaldornen entwickeln (Fig. 188 p. 187). Auf diese Weise ist die äußere Form des Schwanzes wieder symmetrisch (homocerk) geworden. Aber selbst in den extremsten Fällen zeigt die Ontogenese noch heterocerken Typus der Skelettentwickelung [1]).

Die Dorsal- und Analflossen sind bei Selachiern und Knorpelganoiden durch die oft beträchtliche Ausdehnung ihres Innenskeletts, bei Knochenganoiden und Teleostiern durch noch weiter gehende Spezialisierungen des Außenskeletts ausgezeichnet. Es sei hier wegen des Details auf die Beschreibungen fertiger Formen verwiesen. Ueber besondere Stachelbildungen bei den Dorsalflossen der Selachier vergl. II[6], p. 365.

Schluß.

Wenn wir, das Kapitel der Unpaarflossen überblickend, zum Schluß die Frage berühren, ob der Name dieser Organe auch sicher berechtigt, oder ob eine paarige Entstehung der Pinnae begründet ist (Goodsir etc. p. 174, Anm. 1), so haben sich aus der Ontogenese der Flossen nur Argumente ergeben, welche für die primär unpaare Natur derselben zeugen. Es steht also die Genese der paarigen Extremitäten in sofern schon in einem fundamentalen Gegensatz zu derjenigen der Pinnae, weil erstere von vornherein paarig angelegt werden. Speziell die Versuche, ontogenetisch einen Zusammenhang zwischen der Anlage paariger und derjenigen unpaarer Gliedmaßen aufzusuchen, sind nicht von Erfolg gewesen.

Eine Kontinuität der Säume existiert selbst dann nicht, wenn monströser Weise eine Fortsetzung der gedoppelten Unpaarflossen in das Präanalgebiet stattfindet (p. 174). Die seriale Kontinuität der Muskelanlagen der paarigen Abdominal- und unpaaren Analflosse, welche von Dohrn (A. L. III[3] 1884) als Beweis für den ehemaligen Zusammenhang angeführt wurde, ist bald darauf von P. Mayer (1885) als irrtümlich nachgewiesen worden. Denn alle in Betracht kommenden Muskelknospen gehen nachträglich in die Bauchflosse oder atrophieren, die Analflosse erhält ihre besondere Muskulatur.

Schließlich ist der Nachweis, daß sich das Innenskelett der Pinnae vom Achsenskelett aus differenziert hat, welcher der vergleichenden Embryologie entnommen werden konnte (p. 188), jedem Versuch, die Skelette der Pinnae und Pterygia zu homologisieren [2]) und auf diesem Wege die Paarigkeit der Pinnae zu begründen, feindlich.

---

1) Z. B. bei Pleuronectiden A. Agassiz, A. L. III[4], 1877, Cole und Johnston 1901. — Daß hinter der Homocerkie der äußeren Form bei Teleostiern eine Heterocerkie des Skeletts verborgen sein kann, erkannte bei Embryonen K. E. v. Baer (A. L. III[4] 1835). Huxley (1859) wies bei ausgebildeten Teleostiern noch Reste heterocerker Skelettbildung nach. A. Agassiz' großes Verdienst besteht darin, den Parallelismus zwischen Ontogenie und Paläontologie in der Entwickelung der Caudalflosse bei Teleostiern nachgewiesen zu haben. — Solche Fälle, wo das ganze heterocerk veränderte Schwanzwirbelsäulenende beim ausgebildeten Tier fehlt, (z. B. Hippocampus, Gambusia, Anguilla) und dadurch eine Art sekundärer Diphycerkie (sog. Gephyrocerkie) zu stande gekommen ist, sind embryologisch noch nicht untersucht, und es ist deshalb nicht bekannt, ob auch hier die einzelnen Etappen noch erhalten sind.

2) Siehe darüber das Schlußwort des nächsten Abschnittes (Paarige Flossen).

Aber auch direkt ist bei der unpaaren Beschaffenheit dieser Matrix, eben des Achsenskelettes, und der Lokalisation der Skelettogenese der Innenstrahlen in der Medianebene von Anbeginn an eine ehemalige Duplizität unbegründet.

Litteratur[1]).

Braus, H. *Thatsächliches aus der Entwickelung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen. Zugleich ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Pinnae und der Visceralbogen. Häckelfestschrift. (Jenaer Denkschriften XI.) Jena* **1904.**

Budgett, J. S. *On the structure of the Larval Polypterus. Trans. zool. Soz. London. Vol. XVI.* **1901.**

Cole, F. J. *and* **Johnston, J.** *Pleuronectes. Report for 1901. Lancashire Seafisheries laborat. Univ. Coll. Liverpool.* **1901.** *Appendix.*

Cori, J. C. *Ueber paarige After- und Schwanzflossen bei Goldfischen. Sitz.-Ber. Lotos. Prag.* **1896.**

Cunningham, J. T. *Critical note on the latest theory in vertebrate morphology. Proc. R. Soc. Edinburgh.* **1883/84.**

Dollo, L. *Sur l'orrigine de la nageoire caudale des Ichthyosaures. Bull. Soc. belge géol. Année 1892. Bruxelles.* **1892/93.**

Ducret, E. *Contribution à l'étude du développement des membres pairs et impairs des poissons téléostéens. Type: Trutta lacustris. Inaug. Diss. Lausanne.* **1894.**

Harrison, R. G. *Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVI. Bonn.* **1895.**

Mayer, P. *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. zool. Stat. Neapel.* **1886.**

Mivart, St. G. *Notes on the fins of Elasmobranchs. Trans. zool. Soc. London. Vol. X.* **1879.**

Müller, A. *Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Müller's Arch.* **1853.**

— **Joh.** *Ueber den glatten Hai des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwickelung des Eies. Abh. Akad. Wiss. Berlin.* **1842.**

Ryder, J. A. *An outline of a theory of the development of the unpaired fins of fishes. Amer. Naturalist. Vol. XIX.* **1885.**

— *On the origin of heterocercy and the evolution of the fins and fin-rays of Fishes. Ann. Rep. U. S. Fish. Comm.* **1886.**

— *On the value of the fin-rays and their characteristics of development in the classification of the Fishes, together with remarks on the theory of Degeneration. Proc. Unit. Stat. National Mus.* **1886*.**

— *On the homologies and early history of the limbs of Vertebrates. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.* **1887.**

Schaffer, J. *Ueber den feineren Bau und die Entwickelung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXX. Leipzig.* **1901.**

Schmitt, F. *Systematische Darstellung der Doppelembryonen der Salmoniden. Arch. Entw.-Mech. Bd. XIII. Leipzig.* **1901.**

Semon, R. *Die Entwickelung der paarigen Flossen des Ceratodus Forsteri. Denkschr. med. naturw. Ges. Jena. Bd. IV.* **1898.**

Strasser, H. *Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen. Stuttgart.* **1882.**

'Swirski, G. *Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skelettes der Brustflosse des Hechtes. Inaug.-Diss. Dorpat.* **1880.**

Thacher, J. K. *Median and paired fins. A contribution to the history of the vertebrate limbs. Trans. Connectic. Acad. Bd. III.* **1877.**

— *Ventral Fins of Ganoids. Ibidem. Bd. IV.* **1877.**

La Valette, St. G. von. *Ueber den Bau der „Fettflosse". Arch. mikr. A. Bd. XVII. Bonn.* **1880.**

1) Es sind hier nur die Titel der wichtigeren Abhandlungen aufgezählt (auch diese nur, soweit nicht im Text selbst Bezug auf die Litteraturzusammenstellungen anderer Kapitel dieses Handbuches Bezug genommen werden konnte). Um die Litteraturverzeichnisse dieses Kapitels nicht zu sehr auszudehnen, verweise ich wegen der hier nicht angeführten, aber doch im Text zitierten Autoren auf die betreffenden Jahrgänge der referierenden Jahresberichte.

Virchow, H. *Schwanzbildung bei Selachiern. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde. Berlin.* **1895.**
Vogt-Young. *Lehrbuch der praktischen und vergleichenden Anatomie. Bd. II. Braunschweig.* **1889—1894.**
Watase, S. *On the caudal and anal fins of gold-fishes. Journ. Coll. Science Japan. Vol. I. Tokyo* **1887.**

B. Paarige Extremitäten.

I. Bei Tetrapterygiern (Fischen).

1. Die Flossenleisten[1].

Allgemeine Entstehung und Lokalisation. Die früheste Entwickelung der paarigen Extremitäten äußert sich bei allen Fischen in der Bildung von Leisten, welche ungefähr oder ganz der Richtung der Körperachse folgen (horizontal liegen). Im allgemeinen entspricht dies der Anheftung der Flossen an die Körperwand bei ausgebildeten Tieren. Aber auch in solchen Fällen, in welchen die Flossen später mit ihrer Fläche und auch ganz oder partiell mit ihrer Anheftung am Rumpf vertikal orientiert sind (Ceratodus, manche Ganoiden und Teleostier), ist, soweit die Entwickelung untersucht wurde, eine völlige Horizontalstellung oder doch eine der Horizontalen nahe kommende Position in den ontogenetischen Anfangsstadien gefunden worden. Aus ihr entwickelt sich dann später durch Drehung erst die definitive Lage. Die erstere der beiden Stellungen ist also die ursprüngliche.

Histiogenetischer Aufbau. Bei allen Fischen tritt zuerst innerhalb der Somatopleura[2]) eine Wucherung ein (1. Sta-

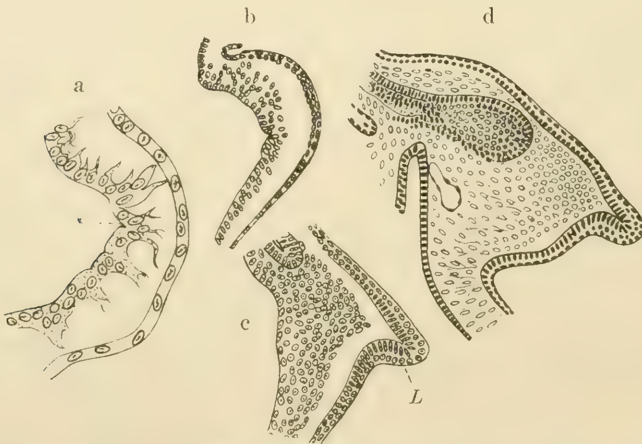


Fig. 193. Verschiedene Stadien der Brustflossenleiste auf Querschnitten (a und d von Pristiurus, b und c von Scyllium; Stad. a bei erheblich stärkerer Vergrößerung als die übrigen gezeichnet). Nach C. Rabl.

1) Daß die Flossen in Form von Leisten oder Lappen entstehen, wurde zuerst bei Teleostierembryonen entdeckt (Forchhammer 1819, Rathke 1833, v. Baer u. a.). Bei Selachiern fand dasselbe Balfour (A. L. III[3]). Seiner Arbeit folgte bald die Entdeckung bei allen anderen Fischklassen.

2) Nachgewiesen hauptsächlich durch Boyer 1892 (Teleostier, auch Oellacher 1879) und Rabl 1893, Mollier 1894 (Selachier) u. a. Die Grundlage unserer Kenntnisse über die Histiogenese legte Balfour (A. L. III[3], 1878). Der

dium), welche durch vermehrte Zellteilungen des ursprünglich einheitlichen Epithels eingeleitet wird. Bei Selachiern sind manchmal spaltförmige Fortsetzungen des Cöloms (Fig. 193a bei *) in die Verdickungen der Somatopleura zu beobachten (Rabl 1892), so daß an eine ursprüngliche Faltenbildung gedacht werden könnte. Doch ist in vielen Fällen diese Beziehung nicht gefunden worden (Ganoiden, Teleostier, Dipnoer und häufig auch bei Selachiern nicht). Wenn die Mesodermleiste eine gewisse Stärke erreicht hat, beginnt sich das Ektoderm über derselben zu verdicken (2. Stadium. Fig. 193b). Später erhebt sich das Ektoderm auf der Spitze des beträchtlich vergrößerten Mesodermwulstes in Form einer Falte (3. Stadium, Fig. 193c, Scheitelleiste, *L*). Die Ektodermfalte wird schließlich aus einer basalen, aus hohen Cylinderzellen bestehenden Schicht gebildet, auf welcher eine dünne Plattenepithelschicht liegt (Fig. 193d). Als mesodermfreies plattes Band zieht sie rund um die Peripherie der Flossenleiste herum. Nachträglich wächst das Mesoderm der Flosse auch in die Ektodermfalte hinein und füllt sie allmählich aus. Sie ist dann verstrichen (4. Stadium). Bei Ceratodus fehlt die Ektodermfalte von vornherein.

Kontinuität und Diskontinuität der vorderen (thorakalen) und hinteren (abdominalen) paarigen Leisten. Bei Selachiern entsteht die Leiste, welche der vorderen, und diejenige, welche der hinteren Extremität Ausgang giebt, getrennt für sich (Fig. 180, p. 171). Es ist nur eine Ausnahme bekannt (Torpedo s. u.). Es kommt zwar bei separaten Anlagen vor, daß die anfängliche Mesodermverdickung über die Grenzen der sonstigen Anlagen der Extremität und über das spätere Territorium des Flossenmesoderms hinausragt, aber auch bei ihr kommt es nicht zu einer Verbindung der thorakalen und abdominalen Anlage[1]).

Wie bei Selachiern verhalten sich sämtliche Anlagen paariger Extremitäten bei allen übrigen Fischen.

Es ist zwar von Ryder für eine Anzahl von Teleostiern ein Zusammenhang der ersten Anlagen beschrieben worden, doch konnten durch Boyer u. a. diese Angaben nicht bestätigt werden. Es steht heute fest, daß bei Teleostiern vordere und hintere Extremitäten getrennt entstehen.

Ebenso sind bei Squaliden alle Autoren (Balfour 1881 etc.) über die Diskontinuität der Anlagen einig. Dagegen ist bei Torpedo (T. ocellata und marmorata) ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen dem ektodermalen Teil der thorakalen und abdominalen Leiste gefunden und

---

zeitliche Zwischenraum, welcher zwischen dem Beginn der Mesoderm- und Ektodermwucherung liegt, scheint verschieden und beispielsweise bei manchen Teleostiern länger als bei Selachiern zu sein. Bei Ceratodus spielen sich beide Vorgänge gleichzeitig ab (Semon 1898), ebenso bei Torpedo (Ziegler 1888). Vergl. auch Braus (1899, p. 504).

1) Denkt man sich die Anlage der Vorderflossen bei Squaliden so weit nach hinten verlängert, daß sie bis in die Gegend der Hinterflosse reichen würde, so könnte doch keine Kontinuität zwischen beiden entstehen. Denn die thorakale und abdominale Anlage liegen nicht in einer Fluchtlinie (Balfour, Mollier). — Bei Torpedo kommt die Kontinuität doch zu stande, weil hier die Brustflosse eine andere Lage als bei Squaliden hat. Die verschiedene Stellung der Leisten bei Squaliden und Batoiden halte ich für eine Folge von Unterschieden in der Skelettentwickelung (Besitz postaxialer Radien bei ersteren, Verlust solcher bei letzteren s. Skelettentwickelung) und deshalb von den beiden Arten der Position die der Squalidenembryonen für die primitivere.

allgemein bestätigt worden [1]). Dieses Stadium einer kontinuierlichen Ektodermleiste (Scheitelleiste) für vordere und hintere Extremitäten ist deshalb besonders bekannt geworden, weil der Entdecker desselben, Balfour (A. L. III [3], 1874), es als die Ausgangsform der paarigen Gliedmaßen überhaupt bezeichnete (Lateralfaltenhypothese), und bedarf deshalb einer besonderen Betrachtung. Zunächst wissen wir, daß sich das Stadium der Kontinuität thorakaler und abdominaler Extremitätenleisten bei Torpedo nicht primär in der Ontogenie entwickelt, sondern anfänglich separate Leisten nachträglich verbindet (Rabl 1893). Von den 4 Stadien, welche oben bei der histogenetischen Differenzierung unterschieden wurden, werden bei Torpedo marmorata die beiden ersten (Mesoderm- und Ektodermwucherung) von den Anlagen der vorderen und hinteren Extremität völlig selbständig zurückgelegt. Im 3. Stadium entsteht die Verbindung anfänglich in der Weise, daß im Zwischenflossenraum die Mesodermwucherung und kurz darauf die Ektodermverdickung auftritt. Die Ektodermfalten also bilden sich in diesem Stadium anfänglich auch separat auf jeder der beiden Flossenleisten, und äußerlich ist von einer Verbindung der Leisten noch nichts zu sehen. Dann aber entsteht (im zweiten Teil des 3. Stadiums) im Zwischenflossenraum eine Ektodermfalte in Kontinuität mit den bereits vorhandenen Falten der vorderen und hinteren Leisten. So existiert für kurze Zeit ein Zustand, in welchem ein kontinuierlicher Ektodermsaum vom Kopf bis zum After längs der Bauchwand hinzieht (das Stadium, welches Balfour sah und irrtümlich für den Anfang der Differenzierung hielt). Bald verschwindet die Verbindungsstrecke, und die Anlagen beider Flossen bleiben fortab gesondert.

Die Kontinuität der beiden Extremitätenleisten bei Torpedo entsteht aber nicht nur sekundär in der Entwickelung, sondern sie ist auch ihrer ganzen Ausbildungsweise nach nichts als eine Teilerscheinung von Verschiebungsvorgängen am kaudalen Rand der Brustflosse und dem ihm benachbarten rostralen Rand der Bauchflosse des Embryos (Braus 1899). Bei der ersteren wird successive eine Vergrößerung nach hinten in der Ontogenie herbeigeführt (vor welcher die hintere Extremität durch Schwund ihrer rostralen Partie zurückweicht) und damit schließlich die enorme Flächenausdehnung der charakteristischen Rochenbrustflosse zu Ende geführt. Die Verschiebung tritt besonders darin zu Tage, daß die Verbindungsstrecke beider Extremitäten nicht fest am Rumpf lokalisiert ist, sondern einer beständigen serialen Umgestaltung unterliegt, solange sie existiert. Es assimiliert also die Brustflossenanlage Teile, welche eben noch territorial zur Beckenflossenanlage gehörten, und setzt sich infolgedessen in Verbindung mit der letzteren, solange diese Austauschprozesse dauern. Dann verschwindet die Verbindung sofort. Die Ektodermleiste ist nur das äußere Zeichen der im Mesoderm verlaufenden sekundären Entwickelungsvorgänge [2]).

---

1) Bei anderen Rochen ist von dem Vorhandensein einer kontinuierlichen embryonalen Ektodermleiste nichts bekannt.

2) Die Ektodermleiste selbst wird wohl allgemein nur als eine besondere Wachstumsform der relativ schmalen und dünnen Extremitätenplatten angesehen (u. a.: Peter 1902). Es ist dabei vielleicht von Bedeutung, daß das Ektoderm sich beim Wachstum der Leiste im Quadrat, das Mesoderm aber im Kubus vergrößern muß. Bei gleichem oder ähnlichem Tempo der Zellvermehrung würde also ersteres zu groß im Verhältnis zu letzterem sein und die Faltenbildung plausibel werden. — Die Flossenleiste selbst verlängert sich bei Torpedo ocellata bei der Brustflossenanlage so, daß segmentale Elemente (Muskel- und Nervenanlagen) vom 28., 29., 30. und 31.

Das Vorkommen einer einheitlichen Extremitätenleiste für beide Flossen bei Torpedo berechtigt bei genauerer Analyse nicht dazu, etwas Primäres in ihr zu erblicken, das ein Erbteil ursprünglich allen Selachiern zukommender Verhältnisse wäre[1]), wie dies BALFOUR annahm. Es fehlt auch allen anderen Fischen, außer den Rochen, die beträchtliche Ausdehnung der Brustflosse nach hinten, die in ihren letzten Etappen als successiver Erwerb bei Torpedo noch in der Ontogenie erweislich ist und die Ursache für die Entstehung der Kontinuität beider Flossenanlagen bei diesen Fischen abgiebt.

Vergleich der paarigen und unpaaren Flossenleisten. Auch hier stoßen wir direkt auf dasselbe Problem. Denn ist eine gesetzmäßige Beziehung zwischen den Bildungsprozessen bei paarigen und unpaaren Extremitätenleisten der Fische vorhanden, so liegt der Schluß nahe, daß, so gut wie die Pinnae sich aus einer einheitlichen Saumflosse differenziert haben, so auch die Pterygia aus einer solchen entstanden seien[2]). Es lohnt sich also, nachzusehen, worin die Aehnlichkeit der Frühanlagen von paarigen und unpaaren Anlagen besteht.

Wichtig ist es, daß alle Versuche, einen ursprünglichen Zusammenhang von paarigen und unpaaren Flossen und die ehemalige Duplizität der letzteren nachzuweisen, fehlgeschlagen sind (p. 174 u. 194). Denn nur in dem Falle, daß Thoracal-, Abdominal-, Anal-, Kaudalflossen etc. sich aus zwei kontinuierlichen Saumflossen durch Verlust der Zwischenstrecken gesondert hätten, könnte von einer ursprünglichen Homodynamie jetziger Pinnae und Pterygia geredet werden (dabei auch zwischen dorsalen und ventralen Bildungen nur in besonderem Sinne). Zwischen primär paarigen und primär unpaarigen Gebilden, um die es sich doch nach allen positiven Kenntnissen handelt, ist aber keine Homodynamie, geschweige denn Homologie möglich. Eine beträchtliche Unsicherheit aller phylogenetischen Spekulationen auf dem Gebiet des Vergleichs unpaarer und paariger Extremitäten liegt also von vornherein darin, daß wirklich verwandtschaftliche Beziehungen zwischen beiden Gebilden nicht bestehen.

Die Extremitätenleisten, welche zu Pinnae und Pterygia auswachsen, stimmen gemäß ihrer Form und Lage (in der Richtung der Körper-

Metamer successive in sie eintreten. Bei der Beckenflosse kommen am Vorderrand der Leiste dagegen successive Elemente des 27.—31. Metamers in Wegfall. Die Verschiebung des Hinterrandes der Brustflossenanlage um 4 Myotomienlängen nach hinten ist unmittelbar beobachtet (ebenso die entsprechende Verschiebung des Vorderrandes der Beckenflosse). Da gleichzeitig mit diesen serialen Umbildungen die Mesodermverdichtung in der jeweiligen Verbindungsstrecke beider Flossenanlagen auftaucht und mit dem Abschluß der Materialverschiebung wieder verschwindet, betrachte ich sie als die Brücke, welche den Transport des (natürlich indifferenten) Bildungsmaterials von hinten nach vorn vermittelt.

1) Auch von paläontologischen Fundstücken wird gesprochen, die „historische Urkunden" einst vorhandener kontinuierlicher Seitenfalten seien (DEAN 1902). Die eine dieser „Urkunden" (Cladoselachiden) hat aber völlig getrennte Brust- und Bauchflossen, die nach jenes Autors eigenem Zeugnis nicht größer sind als etwa die von recenten Scylliiden. Die andere „Urkunde" (Acanthodier, besonders Climatius) besitzt Knochenstacheln (also sekundäre Hautgebilde!), die im Zwischenraum zwischen den auf den Fundstücken völlig getrennten paarigen Flossen aufgereiht sind (siehe übrigens BRAUS 1898, p. 436). Eigentümliche „Urkunden" für eine kontinuierliche Seitenfalte! — Bei keinem fossilen Fisch ist in Wahrheit eine durchlaufende Extremität statt zweier separater Flossen gefunden worden.

2) Diese Art der Betrachtung inaugurierten unabhängig voneinander THACHER 1877 (III[5], p. 195) und BALFOUR (A. L. III[8], 1877).

achse) miteinander völlig überein. Die histogenetische Differenzierung bietet allerdings Verschiedenheiten insofern, als bei den unpaaren Anlagen das Ektoderm, soweit wir wissen, die Differenzierung einleitet, während bei den paarigen der Regel nach das Mesoderm den Vortritt hat. Doch kommen bei letzterem auch Abweichungen vor (Synchronismus bei Ceratodus, Torpedo. p. 197), so daß ein prinzipieller Gegensatz nicht vorliegen dürfte. In der späteren Differenzierung freilich (Herkunft des Skeletts, s. dieses) bilden sich beträchtliche Unterschiede heraus. Die Frühentwickelung jedoch scheint mir, soweit sich mit den angewandten Beobachtungsmitteln ein Resultat erzielen ließ, den Wahrscheinlichkeitsschluß zu gestatten, daß ein ähnliches Bildungsgesetz bei den paarigen wie bei den unpaaren waltete. Ich halte also auch die Entstehung aus einer primären einheitlichen Leiste für möglich, betone aber nachdrücklich, daß diese nicht der Lateralfalte im Sinne der Autoren (Thacher, Balfour, Mivart u. a.) entsprechen würde [1]).

2. Die Lokalisation der Flossenanlagen.

Verschiebungen in toto. Die Bestimmung der Position von Flossenleisten zu den Rumpfmetameren (Myotomen) ist nicht immer leicht. Es existieren deshalb noch relativ wenig Untersuchungen über den ontogenetischen Ortswechsel der Gliedmaßenanlagen. Messungen, welche die Lage der Flossen zu der Gesamtlänge des Embryos bestimmen, haben deshalb keinen entscheidenden Wert, weil die Verkürzungsprozesse an der Grenze von Kopf und Rumpf sowie am Schwanzende und andere Veränderungen des Körpers dabei nicht auszuschalten sind.

1) Wirkliche Bedeutung erhält dieses Problem erst, wenn positiv nachzuweisen wäre, daß für die paarigen Flossen ein direkter Vorläufer bestände, bei dem statt zweier Flossen nur eine Leiste oder Falte existiert. Der Amphioxus hat bekanntlich in seinen Metapleuralfalten (II[1], Fig. 8, p. 8) Gebilde, welche eine nähere Prüfung nach dieser Richtung hin verdienen (Thacher 1877, van Wijhe 1889, 1901, Hatschek 1892 u. a. homologisierten sie mit Pterygia; Balfour 1881 A. L. II), Rabl 1901 u. a. lehnen diese Homologie ausdrücklich ab). Sie entwickeln sich so, daß bis dahin platte Ektodermzellen cylindrisch werden und eine Verdickung bilden. Ein wucherndes Mesoderm drängt dann die Leiste vor und höhlt sich nachträglich aus (Pterygocöl: vielleicht eine Abspaltung des Cöloms und vergleichbar den Beziehungen des letzteren zum Mesoderm der Selachierflosse Fig. 193a). Die Muskulatur besteht aus Fortsetzungen des Subatrialmuskels (der von Spinalnerven versorgt wird) und vermag höchst wahrscheinlich die Falten zu bewegen, um dadurch zur Balanzierung des Tieres beizutragen. Die Lokalisation der Falten beschränkt sich auf diejenigen Körperstellen, denen die Unpaarflosse fehlt. Nur der Präanalsaum dringt ein wenig vor den Atrioporus, an welchem die Falten enden, vor, ohne sich aber mit ihm zu verbinden. — Es bestehen also mancherlei Uebereinstimmungen zwischen den Metapleuralfalten bei Acraniern und paarigen Frühanlagen der Extremitätenleisten bei Cranioten. Denke ich an die mutmaßliche Herkunft des Skelettes der letzteren (siehe dort), so ergiebt sich ein weiteres Vergleichsmoment darin, daß auch die Pterygia wahrscheinlich in der Kiemenregion ursprünglich lokalisiert waren und darin mit den Metapleuralfalten des Amphioxus übereinstimmten. Wenn ich also der Homologisierung beider als einem bestehenden Problem das Wort rede, so halte ich doch den Zusammenhang der thorakalen und abdominalen Leiste für einen phyletisch sehr weit zurückliegenden Zustand, der jedenfalls verloren ging oder verloren war, als das Skelett sich entfaltete. Es unterscheidet sich also meine Vorstellung völlig von der Idee Balfour's (u. v. a.), dessen Lateralfalte noch relativ hoch entwickelten Tieren wie den Selachiern zukommen sollte, oder Thacher's, der sogar die Ansicht von der Entstehung des Skelettes aus isolierten Stäben für untrennbar von seiner Lateralfaltenhypothese erklärte.

Bei Selachiern wurde gefunden, daß die abdominale Extremitätenanlage (Spinax niger, Braus 1899) anfangs vom 21.—31. Ursegment reicht und sich successive soweit kaudalwärts verschiebt, daß sie später im Bereich des 31.—39. Myotoms liegt. Die Brustflosse zeigt keine so ausgesprochene Verschiebung.

Auch Dean (1902) findet bei Heterodontus japonicus eine beträchtliche Verschiebung der Bauchflosse [1]). Da aber das Verhältnis zur Körperlänge der gemessenen Embryonen bei ihm den Maßstab für die Verschiebungen bildet, ist das Resultat nicht einwandsfrei (s. o.).

Bei Teleostiern ist besonders die Verschiebung der „Kehlflossen"anlagen untersucht. Es sind Abdominalleisten, welche sich wie gewöhnlich kaudal von den thoracalen ausbilden und auch hier ihre Nerven erhalten, später aber sich kranialwärts vor die Brustflossen vorschieben. Bei Lophius piscatorius z. B. kann man durch eine Serie passender Entwickelungsstadien den Wanderungsprozeß illustrieren (Nussbaum 1898, Paul 1902). Die Nerven begeben sich dann schließlich im weiten, geschwungenen Bogen von ihrem Ursprung hinter den Brustflossennerven um die Thoracalflossen herum in's „Kehl"gebiet.

Letzterer Befund war bei ausgewachsenen Teleostiern lange bekannt und schon für ältere Autoren der Grund, eine Wanderung nach vorn anzunehmen.

An einzelnen Teilen der Flossenanlagen (wie hier an den Nerven) lassen sich häufig die Verschiebungen der Leisten leichter erkennen, als an der Gesamtanlage selbst [2]). Es kommt auch vor, daß die Leiste von vornherein ihre definitive Lage ganz oder annähernd einnimmt (wobei wir freilich die Materialverschiebungen nicht kennen, die bei ihrem Aufbau stattfinden), daß aber noch spätere Bestandteile derselben einen Ortswechsel durchmachen, um ihre definitive Lage zu erreichen. Bei Selachiern z. B. gehen die im Zwischenflossenraum sich abschnürenden Muskelknospen (Dohrn's Abortivknospen) nicht wirklich alle zu Grunde, sondern ein Teil von ihnen (bei Spinax 4 Knospen von 7 Stück) bildet nachträglich in der Beckenflosse Muskulatur (Braus 1899). Dies kommt auch an den Anlagen der Spinalnerven zum Ausdruck. Es begeben sich nicht nur diejenigen in die Beckenflosse, welche der Lage derselben zum Rumpf in irgend einem Entwickelungsstadium entsprechen, sondern solche, deren Ursprungsgebiet oft über den Bereich der Flosse weit hinausragt. Letztere bilden dann infolge ihrer immermehr einander sich nähernden (anfangs schrägen, später longuitudinalen) Lage die Nervenplexus. Daß es sich hier um alte Beziehungen handelt, geht daraus hervor, daß solche Muskel- und Nervenanlagen rudimentär sind und manchmal nachträglich noch ganz zu Grunde gehen, oft ohne ihren Bestimmungsort wie die

1) Nach Dean's Diagramm verschiebt sich die abdominale Leiste anfangs um ihre ganze Länge nach vorn, in späteren Stadien wieder successive kaudalwärts, bis der Kranialrand ungefähr die Ausgangsstellung wieder erreicht hat. Der Kaudalrand der Flosse reicht weiter nach hinten wie in den Anfangsstadien, da inzwischen eine Vergrößerung der ganzen Anlage eingetreten ist. Jedenfalls zeigen solche Messungen, welche beträchtlichen Verschiebungen generell im embryonalen Körper vorkommen.

2) Die Extremitätengürtel besitzen bei Fischen Löcher, in welche die Extremitätennerven zum Teil eingeschlossen sind. Diese Lage ist in der Ontogenie keine fixierte, sondern es wechselt sowohl der Einschluß an serialen Nerven wie auch die Lage mancher Nervenlöcher selbst. Hier besteht eine Art Skala, an welcher man die successiven Verschiebungen des Skelettes an den Nerven in der Ontogenese ablesen kann.

anderen ganz erreicht zu haben. Punnet [1900] fand z. B. im kranialen Plexus der embryonalen Beckenflosse von Mustelus 9,4 Proz. serialer Nerven mehr als beim erwachsenen Tier.

Die verschiedene Lokalisation der Flossen am Rumpf erweist sich nach diesen Befunden als eine Folge des Ortswechsels der Gliedmaßen. Ueberträgt man dies auf die fertigen Zustände [1]), so ergiebt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die in den verschiedensten Stellungen am Rumpf gefundenen Extremitäten doch alle in kontinuierliche Entwickelungsreihen gehören, in welchen durch allmähliche Verschiebungen eine Etappe nach der anderen erreicht wurde. Bei genauerer Kenntnis eines größeren embryologischen Materiales würden die Uebergänge hier sich gewiß demonstrieren lassen. Denn die Nervenverhältnisse in den fertigen Einrichtungen deuten noch auf die Zustände hin, welche voraussichtlich embryonal bestanden haben. Bei den Rochen beispielsweise ist für die vordere Extremität eine kontinuierliche Verschiebungsreihe zu konstatieren, welche kaudalwärts gerichtet ist und an deren Ende die Extremität in einer Position gefunden wird, welche derjenigen der Beckenflosse bei Squaliden entspricht. — Die Verschiebungen sind nicht immer einheitliche. Es können sich z. B. an kaudalwärts gerichtete retrograde anschließen, welche wieder kranialwärts führen.

Vergrößerungen und Verkleinerungen der Flossenanlagen. Diese sind bislang fast ausschließlich bei Selachiern studiert worden. Die wesentlichsten Veränderungen sind nachträgliche Vergrößerungen der Flossenanlagen. Durch Messungen fand Dean (1902) bei Heterondontus japonicus, daß bei der ersten Anlage der Brustflosse das Längenverhältnis zur Körperlänge 6 Proz. beträgt, daß dasselbe aber später successive anschwillt bis auf ca. 24 Proz. (bei der Bauchflosse von 6 Proz. auf 12 Proz.). Auch hier sind besonders zuverlässig solche Maßbestimmungen, welche die Größe nach der Zahl der Ursegmente bemessen, in deren Bereich die Extremitätenbasis fällt. Bei der Brustflosse von Torpedo fand sich eine Vergrößerung der letzteren um 3 (—4) Urwirbellängen, von Pristiurus um 3 solcher Maßeinheiten (Braus 1899) Doch kommen auch nachträgliche Verkleinerungen vor. Die Brustflosse von Spinax niger wird um ca. 3 Urwirbellängen kleiner.

Es sei nur darauf hingewiesen, daß diese nachträglichen Vergrößerungen der Haiflossen gerade entgegengesetzt der Annahme Thacher's, Balfour's u. a. nicht die größten Flossenformen als die ursprünglichen und die kleineren als sekundäre Formen erweisen, sondern umgekehrt demonstrieren, wie die großen aus den kleinen entstanden sind. Regressionen (namentlich bei rudimentären Flossen) in Form von Verkleinerungen sind natürlich nicht ausgeschlossen. — Die Muskel- und Nervenanlagen, welche außerhalb des serialen Territorialbereiches der

1) Für die verschiedene Lokalisierung der Extremitäten (bei Fischen und Vertebraten überhaupt) wird von manchen Autoren eine ursächliche Beteiligung des Ortswechsels geleugnet. Entweder wird die topographische Verschiedenheit als Folge inkompleter oder kompleter Heterogenie bezeichnet (sodaß also die Brustflosse des einen Fisches in keiner verwandtschaftlichen Beziehung zu der eines anderen gedacht werden kann) Ryder 1887 (III[5], p. 195), Waite 1897 u. a. oder es werden die paarigen Flossen zwar für homolog untereinander, die verschiedenen Positionen aber nicht für Folgen von Eigenbewegungen derselben, sondern von Inter- und Excalationen von Wirbeln im Achsenskelett gehalten. Beide Ansichten halte ich durch den ontogenetischen Nachweis des Ortswechsels der Gliedmaßen für widerlegbar.

Extremitätenleisten entstehen und doch in dieselben hineinwachsen (s. p. 201), wurden vielfach für Beweise einst größerer Flächenausdehnung der letzteren angesehen und daraus eine nachträgliche Verkleinerung der Extremitäten abgeleitet [1]). Es zeigt sich aber direkt in der Ontogenese, daß eine Vergrößerung der Anlagen stattfindet und trotzdem jene extraterritorialen Muskel- und Nervenanlagen vorhanden sind. Jene beiden Vorgänge stehen also in keinem ursächlichen Zusammenhang.

Drehungen der Flossenanlagen. Es kommen hier (im Gegensatz zu den Extremitäten der Tetrapoden, welche verschiedenartigere Aenderungen eingehen) nur solche Drehungen in Betracht, welche die freie Flosse in toto in eine andere Stellung zum Rumpfe bringen. Es wird aus der anfänglich horizontalen eine schräge oder senkrechte Stellung der Flossenfläche. Entsprechend dreht sich die Anheftungslinie am Rumpf.

Nicht zu verwechseln hiermit sind embryonale Stellungsänderungen der Flossen ohne Stellungswechsel der Anheftungslinie. Da wo der Darm lange durch Dottermassen aufgebläht bleibt, wird auch die Lagerung der Extremitätenleisten beeinflußt (Ganoiden, Teleostier). Liegen dieselben oberhalb des Dotters, so sind sie vertikal in die Höhe gerichtet (z. B. Fig. 95 I [6], p. 32). Sind sie unterhalb desselben gelegen (wie das bei dem geblähten Bauch von Anurenlarven der Fall ist), so stehen sie auch vertikal, aber nach unten gerichtet. Diese rein sekundäre, durch die Bauchform bedingte Stellungsänderung der Extremität macht oft die wirkliche Rotation schwer erkennbar.



Fig. 194. Ceratodus Forsteri. *a* Anlage der Brustflosse. *b* Anlage der Beckenflosse. Nach R. Semon.

1) Balfour (1881, p. 662, A. L. II) stellte diese Ansicht als möglich hin. Dohrn 1884, p. 64, A. L. III [3] suchte ihr absolute Geltung zu verschaffen und bezeichnete den postulierten Vorgang als Konzentration der Flossenanlagen. Dohrn, Rabl, Mollier u. a. leiteten aus den angenommenen Konzentrationen ein Argument für die Lateralfaltenhypothese ab. Es liegt dieser Vorstellung die Annahme zu Grunde, daß die Muskel- und Nervenanlagen, welche als voll entwickelte und als rudimentäre Bildungen in den Extremitäten gefunden werden, einmal alle gleichzeitig voll entwickelt waren. Gerade dies aber ist unerwiesen. Es führt auch zu unhaltbaren Konsequenzen. In der Muskulatur der Bauchflosse eines Rhinaembryo konnte ich 29 Spinalnerven (in sehr verschieden entwickeltem Zustand) nachweisen. Die Brustflosse eines jungen Torpedoembryo erstreckt sich über 26 Metameren. Hätte sich also einmal die Beckenflosse der Vorfahren von Rhina mit 29 vollwertigen segmentalen Bestandteilen gleichzeitig über ebensoviele Metameren ausgedehnt, so wäre sie größer gewesen als die höchstspezialisierten Brustflossen, die wir kennen. Beckenflossen sind aber stets (auch ontogenetisch und paläontologisch) relativ kleine Gebilde, die fast stets kleiner sind als die Brustflossen der Squalidenform.

Bei der Brustflosse der Teleostier wurde eine Drehung gegen die Ausgangsstellung bis zu einem Winkel von 45°, bei der Beckenflosse von 60° beobachtet (Salmo salar, R. G. Harrison 1895, III[5], p. 195). Hier wie bei Ganoiden legt sich der ursprünglich vordere Rand dorsalwärts um, sodaß die obere Fläche der in Horizontalstellung gedachten Flosse zur medialen, der Körperwand anliegenden wird. Bei Ceratodus steht die Flossenleiste bei beiden Extremitätenanlagen gleich anfangs ein wenig schräg, die Anheftungslinie aber noch annähernd horizontal. Die Vorderflosse wächst immer deutlicher in die für Ganoiden- und Teleostierembryonen beschriebene Vertikalstellung hinein. Die hintere Extremität aber wendet sich umgekehrt mit dem Vorderrand ventralwärts, sodaß die ursprüngliche Dorsalfläche nach außen (lateral), also vom Körper abgewendet liegt (Fig. 194). Es bilden hier die Dipnoer (vgl. auch Lepidosiren, Fig. 141, I[2], p. 51) die einzige bekannte Ausnahme in der Embryologie der Fische; denn überall sonst wird die Vertikalstellung durch Drehung nach oben (dorsalwärts) eingenommen (Semon 1898, III[5], p. 195).

Funktionell ist die Extremstellung in möglichst steilerhobener Lage für schwimmende Tiere ein sehr zweckmäßiger Ausgangspunkt für kräftige Bewegungen bei der Aequilibrierung und Steuerung des Körpers, weil von ihr aus sehr kräftige Bewegungen nach abwärts ausgeführt werden können. Wie diese bewerkstelligt werden, ist namentlich bei plötzlicher Sistierung schneller Vorwärtsbewegungen an Knochenfischen (Macropoden etc.) zu beobachten. Die Ruhelage in der dorsal gerichteten Extremstellung erhöht also die Aktionsbereitschaft der Gliedmaßen beim Schwimmen. Andererseits ist die ventral gerichtete Extremstellung von Nutzen beim Aufstützen des Körpers auf den Boden, die bei Dipnoern (auch sekundär bei einigen Teleostiern) beobachtet ist (Semom l. c., Kathriner 1899, Braus 1900, p. 174). Hier finden sich Anknüpfungen an die Drehungen der tetrapoden Gliedmaßen.

II. Die Entwickelung des Gliedmaßenskelettes.

Das äußere Skelett der paarigen Flossen ist gerade so gebaut und besitzt dieselbe Entwickelung wie dasjenige der Pinnae. Es braucht deshalb die Entwickelung der beiden Unterabteilungen desselben, der Hornfäden und Hautknochenstrahlen hier nicht nochmals geschildert zu werden (vgl. p. 177). Diejenigen Bestandteile, welche bei den höher entwickelten Pterygia als dermale Knochen mit dem inneren Skelett in Connex treten, werde ich bei den einzelnen Familien im Zusammenhang mit dem letzteren besprechen.

Das innere Skelett, welches bei ausgebildeten Fischen als Knorpel oder Ersatzknochen[1]) in mannigfaltiger Gliederung gefunden wird, legt sich bei allen Fischen anfänglich in jeder Körperhälfte als einheitliche Mesenchym- oder Vorknorpelplatte an. Ich bezeichne an dieser mit Rücksicht auf die folgenden Entwickelungsstufen denjenigen Teil, welcher in der Rumpfwand liegt, als Gürtelanlage oder Zonoskelett und denjenigen Teil, welcher sich in die freie Flossenleiste erstreckt, als Basipterygium[2]).

1) Einem Vorschlag Gaupp's folgend, bezeichne ich so die enchondral und perichondral entstehenden Ossifikationen. Dermale oder Belegknochen sind bekanntlich die frei im Bindegewebe auftretenden Verknöcherungen.

2) Balfour (A. L. III) entdeckte (bei Selachiern) die einheitliche Anlage des

a) Zonoskelett.

α) Entwickelung des Schultergürtels.

Selachier. Der Schultergürtel entsteht als zwei links und rechts in der Körperwand, dicht unter der Haut liegende Spangen, welche voneinander völlig unabhängig, in sich aber völlig einheitlich sind. In einem Stadium, in welchem die Anlage aus dicht gedrängt stehenden Mesodermzellen, noch nicht aus eigentlichem Vorknorpel besteht, findet sich bei Spinax niger[1]) eine dünne Platte, deren Form und Lage zur Extremitätenleiste und zum Kiemenkorb in Fig. 195 abgebildet ist. In einem kurz darauf folgenden Stadium ist die Platte bereits zu einer Spange von dem gleichen histogenetischen

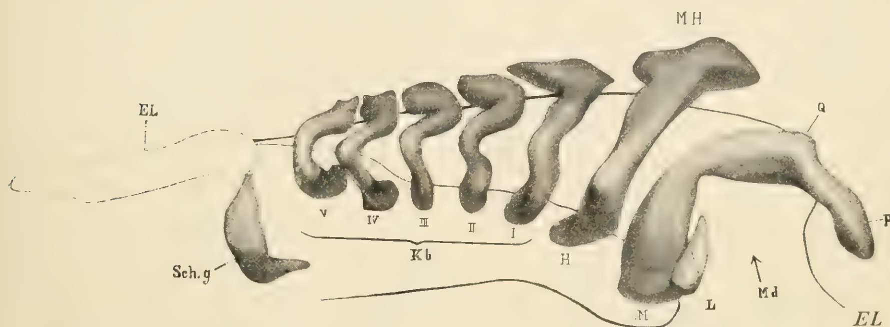


Fig. 195. Visceralskelett und vordere Extremität von Spinax, 20,5 mm. Rekonstruktion. *Sch.g* Schultergürtelanlage. *EL* Extremitätenleiste. *Kb I—V* Kiemenbogen. *H, M.H* Hyoidbogen. *M, Q, P* Mandibularbogen. *L* Lippenknorpel. *Md* Eingang in die Mundhöhle. (Original.)

Zustand ausgewachsen, welche ventral beinahe bis zur Bauchmittellinie, dorsal bis fast in Aortenhöhe reicht, und welche jetzt beginnt, in die Extremitätenleiste einen kurzen Fortsatz hineinzusenden (Fig. 196). Von vornherein sind dabei die vordersten Spinalnerven, welche zur Flosse gehen, in die Schultergürtelanlage eingeschlossen (diazonale Nerven) und zwar an der Stelle, wo nach außen hin der Fortsatz auswächst. Dieser liefert das Basipterygium, für dessen weiteres Wachstum der Nervenkanal eine sehr wichtige Marke abgiebt. Die Spange selbst wächst noch als Vorknorpel mit derjenigen der anderen Seite zusammen und verlängert sich dorsal etwas über die Höhe der Medulla, also zu ungefähr ihrer endgültigen Länge. Bei anderen Selachiern (Mustelus, Torpedo, Mollier 1894) wurden ähnliche Vorknorpelanlagen gefunden, nur war der Fortsatz in der freien

Skelettes und führte für den distalen Teil das Wort „Basipterygium“ ein. Die Bezeichnung „Zonoskelett“ entlehne ich Häckel. — Von einigen Autoren wurde eine diskontinuierliche Anlage des Skelettes angegeben (von Dohrn bei Selachiern getrennte Anlage von Schultergürtel und Basipterygium, von Salensky dasselbe bei Acipenser ruthenus). Doch stehen diesen Angaben die übereinstimmenden Ergebnisse der Arbeiten von Balfour, Wiedersheim, Mollier, Braus, E. Ruge entgegen, welche alle Kontinuität der Gesamtanlage fanden. Wegen des Details verweise ich auf die folgenden Kapitel.

1) In der Darstellung der Skelettentwickelung von Spinax niger folge ich den Untersuchungen von E. Ruge (1902), welche ich leitete und neuerdings an neuem Material vervollständigte (Braus 1904, III[5], p. 195).

Extremitätenleiste (Basipterygium) bereits in den frühesten beobachteten Stadien vorhanden und zwar zu einem einfachen, kaudalwärts gerichteten Stab entfaltet. Bei Torpedo ist derselbe im frühesten Stadium von derselben Form, aber beträchtlich länger als bei Mustelus, die Anlage des Zonoskelettes dagegen ventral weniger weit ausgedehnt und schmächtiger als bei letzterem.

Bei der Verknorpelung entstehen bei Spinax zunächst in jedem Antimer separate Anlagen, welche auf den Schultergürtel beschränkt sind (denn das Basipterygium chondrifiziert für sich) und in der Bauchmittellinie nicht zusammenhängen. Im nächsten Stadium tritt der Zusammenschluß in der Medianlinie ein. Bei Mustelus und Torpedo erfolgt die Chondrifikation in derselben Weise, nur fand sich hier bereits die Vereinigung der Knorpel in der Medianlinie im frühesten beobachteten Stadium vollzogen.

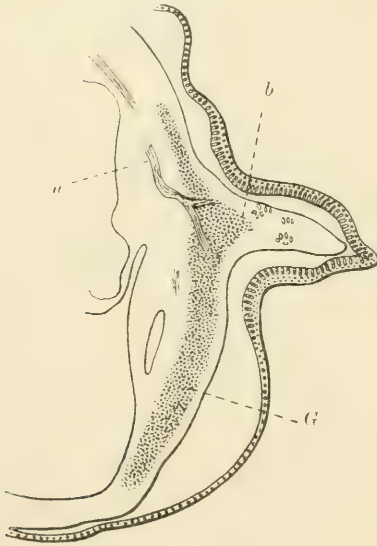


Fig. 196. Anlage des Schultergürtels von Spinax, 23 mm. Schrägschnitt, welcher der Längsrichtung der Anlage folgt und sie voll getroffen hat. *G* Schultergürtel. *b* Basipterygium. *n* Flossennerv. Nach E. Ruge.

Der Vorknorpelstreifen, welcher zwischen dem Schultergürtel- und dem Basipterygiumknorpel übrig bleibt, wandelt sich später in Knorpel mit faseriger, zum Teil elastischer Grundsubstanz um und lockert sich durch Auftreten von Spalten in dem Gewebe nachträglich auf. Es entsteht eine besondere Art von Gelenkhöhle (primitive Periarthrose, Schultergelenk). Trotz der inkompletten Ausbildung eines Hohlraumes ist die Form der hyalinknorpeligen Begrenzungsflächen eine den Kugelgelenken höherer Tiere ähnliche, nur bildet sich der Kopf des Gelenkes auf der Schultergürtelanlage, die Pfanne an den Teilen des Basipterygium aus. Die peripheren Teile des Faserknorpels, welcher das Schultergelenk ausfüllt, sind spaltenfrei und stellen die Kapsel des Gelenkes dar. Eine komplette Auflösung der genetischen Kontinuität zwischen Zonoskelett und Basipterygium findet also nicht statt (Semon 1898, III[5], p. 195, auch Bernays 1878, E. Ruge 1902).

Auf Grund vergleichend-anatomischer Betrachtungen über das Skelett der paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier wurde die Hypothese gebildet, daß die Extremitätengürtel aus dem Basipterygium durch sekundäres, axipetales Wachstum desselben in die Rumpfwand hinein entstanden seien (Thacher, Mivart). Als embryologischen Beweis für diese Meinung gaben Dohrn (für das Becken der Selachier [1884, A. L. III[3]] und Wiedersheim [für beide Gürtel, 1892]) an, daß in der That in der Ontogenese bei Selachiern das successive Aussprossen des Zonoskelettes vom Basipterygium aus zu beobachten sei. Diese Angaben

haben sich nicht bestätigt. Eine Zeit lang schien es, als sei wenigstens relativ die Anlage des Basipterygium derjenigen des Gürtels an Größe voraus und daraus — trotz gleichzeitigen Vorhandenseins im frühesten Stadium — die Ableitung des Zonoskelettes aus dem Basipterygium zu folgern. Die Differenz in der Ausbildung an Masse wurde als Argument für die phylogenetische Succession in der Zeit aufgestellt (Balfour 1881, A. L. III, Mollier 1894). Nun ist aber in der Entwickelung von Spinax zu sehen, daß sich der Schultergürtel zuerst anlegt, und daß erst in einem späteren Stadium das Basipterygium aussproßt (E. Ruge). Also auch die gleichzeitige Anlage ist hier nicht vorhanden. Wo sie vorkommt (Mustelus, Torpedo Mollier) ist, entgegengesetzt jener Schlußfolgerung, die Ausbildung des Gürtels früher komplett als die des Basipterygium, weil bei letzterem große Partieen (besonders das Propterygium) in der Anlage noch völlig fehlen (M. Fürbringer 1902). Vielleicht sind auch bei diesen Objekten die jüngsten Stadien noch nicht bekannt. Jedenfalls hat die Ontogenie der Selachier die Hypothese Thachers und Mivarts nicht bestätigt.

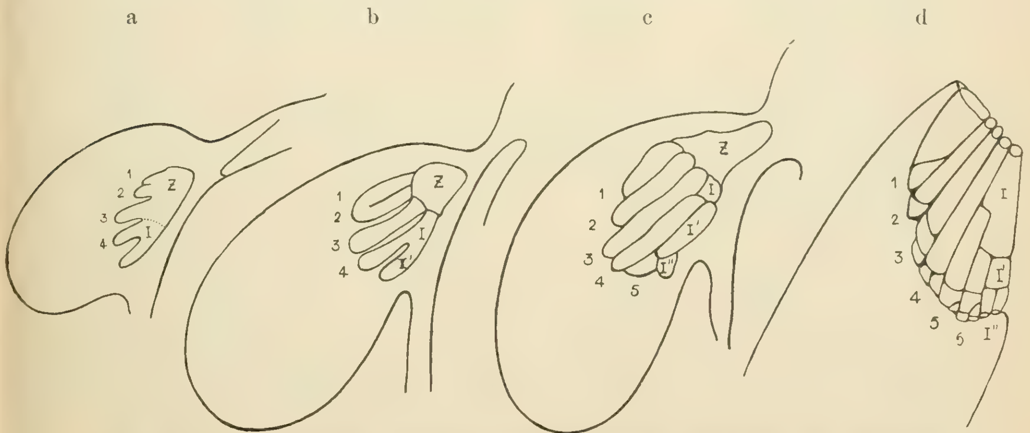


Fig. 197. Entwickelung des Skelettes der vorderen Extremität von Acipenser sturio. Stadium a) 137 Stunden, b) 280 Stunden, c) 18 Tage alt, d) ausgewachsen, linke Flosse. *Z* Schultergürtel. *I* Metapterygium. (*I* primäres Basale, *I'* Stammradius, *I''* Endglieder des Stammradius). 1—6 Seitenradien, zum Teil am primären Basale, zum Teil direkt am Schultergürtel befestigt. a—c nach S. Mollier, d nach Gegenbaur.

Ganoiden. Der Schultergürtel entsteht bei Acipenser sturio im ersten Stadium gleichzeitig mit dem Basipterygium als einheitliche Vorknorpelplatte (Fig. 197a). Sie umschließt mit dem in der Rumpfwand liegenden kranialen Teil von vornherein Nerven, welche zur Flosse verlaufen, und erweist auch dadurch, abgesehen von ihrer Lage, daß die Anlage des Schultergürtels in ihr enthalten ist[1]).

1) In der Darstellung folge ich im wesentlichen S. Mollier (1897), schließe mich aber in der Deutung C. Rabl (1901, p. 543) an, welcher den proximalen Teil der einheitlichen Platte (Basale nach Mollier) als Schultergürtel erkannte. Außerdem aber erblicke ich in einem Teil der einheitlichen Platte noch ein besonderes Stück, das primäre Basale (I, vgl. Basipterygium). Salensky (1879, 1898), v. Rautenfeld (1882), Wiedersheim (1892) haben beim Sterlet eine in mancher Beziehung abweichende Darstellung von derjenigen Molliers gegeben, differieren aber wieder untereinander. Wiedersheim bestätigt die kontinuierliche Anlage mit

Später wächst das Zonoskelett in der Rumpfwand dorsal- und ventralwärts aus. Doch kommt es nicht zur Verwachsung der antimeren Spangen in der Medianlinie (auch beim Erwachsenen fehlt sie), dagegen wohl zu einer ligamentösen Verbindung zwischen dem skapularen Fortsatz und dem Schädel. Noch im Vorknorpelstadium schnüren sich das primäre Basale (I, Fig. 197) des Basipterygium, welches zwei Strahlen trägt, und drei weitere isolierte Strahlen von der Anlage des Schultergürtels ab. Nachträglich werden dann zwei Nerven, welche anfangs frei kaudal vom Schultergürtel liegen, von der Anlage umwachsen und in einen zweiten Kanal aufgenommen. (Der erste Nervenkanal ist oben erwähnt.) Bei der Verknorpelung bleibt das Zonoskelett separat. Später erweitert sich das zweite Nervenloch, indem Muskelursprünge sich hineinschieben, zu weiten, für Acipenseriden charakteristischen Kanälen (Gegenbaur 1864).

Die Ossifikation (Wiedersheim 1892) tritt zuerst dorsal dicht unter der Haut auf. Mehrere dünne Knochenlamellen verbinden sich untereinander und schließen da und dort Markräume ein. Sie liegen dem Perichondrium des Schultergürtels von außen fest auf.

Teleostier. Die Entwickelung des Schultergürtels verläuft im wesentlichen wie bei Ganoiden. Auch hier ist anfangs eine einheitliche Vorknorpelplatte vorhanden, welche mit ihrem proximalen Ende unmittelbar an die Somatopleura anstößt ('Swirski 1880, Wiedersheim 1892)[1]). Dieser Teil der Platte, durch seine Lage als der spätere Schultergürtel gekennzeichnet, ist in der Differenzierung der distalen Partie, dem späteren Basipterygium stets voraus ('Swirski l. c., Ducret 1894, III[5] p. 195). Der ventrale und dorsale Fortsatz bilden sich allerdings erst später und zwar in raschem Tempo nach Auftreten des Knorpelkerns in der Schultergürtelanlage. Der dorsale Fortsatz differenziert sich nicht über das vorknorpelige Stadium hinaus, soll aber in späteren Stadien noch die Grundlage zum Auftreten von Ersatzknochen darstellen (Wiedersheim, Ducret l. c.). Die Abgliederung des Schultergürtels vom Basipterygium erfolgt bei Salmoniden erst nach beendigter Chondrifikation (Ducret).

Das Spangenstück, eine Knorpelbrücke, welche die überaus weiten Kanäle des Schultergürtels überspannt (vgl. Acipenseriden), differenziert sich nach den Autoren in sehr verschiedener Weise. Bei Cyprinoiden geben 'Swirski (l. c.) und Emery und Simoni (1886) Auftreten je eines Fortsatzes am ventralen und dorsalen Abschnitt des Zonoskelettes an, die sich nachträglich vereinigen. Ducret findet

---

dem Basipterygium beim Stör und beschreibt einen Vorknorpelstreifen in der dorsalen Verlängerung des Schultergürtels, welcher als Grundlage für die Verknöcherung dient. Knorpelig wird dieses Gewebe jedoch nicht. Die Beobachtungen über die Entstehung des knöchernen Schultergürtels sind ganz fragmentarisch (Göldi 1884, Wiedersheim 1892). Sie beschränken sich zu sehr auf die früheste Genese des Knochens. Ob derselbe als Dermal- oder Ersatzknochen entsteht, ist noch fraglich (vgl. auch Gegenbaur 1898, p. 475).

1) Die einheitliche Anlage sahen bereits Rathke 1833, C. Vogt 1842 (A. L. III[4]), Mettenheimer 1847. Wiedersheim 1892 setzt sich allen anderen Autoren gegenüber in Widerspruch, indem er eine Entwickelung des Skelettes von außen nach innen (axipetal) angiebt. Harrison 1895 (III[5], p. 195) schildert die früheste Anlage als eine Zellansammlung, welche central in der Mitte der Flossenleiste sich bilde. 'Swirski glaubte beim Hecht zwei getrennte Anlagen an Stelle des Schultergürtels zu sehen, die nachträglich verschmelzen. Eine gründliche Neuuntersuchung ist bei diesen mannigfachen Kontroversen, namentlich auch bezüglich der Osteogenese, Desiderat.

bei Salmoniden nur eine ventrale Anlage, die sich später mit dem dorsalen Fortsatz des Schultergürtels vereinigt. WIEDERSHEIM (1892) giebt an, daß das Spangenstück bei verschiedenen Teleostiern in inkonstanter Weise entsteht, findet aber unter anderem, daß rein dorsale Anlage und sekundäre Vereinigung mit dem ventralen Abschnitt des Schultergürtels vorkommt. Dieselbe verknöchert mit separatem Kern.

Ein ventraler Fortsatz des primären Schultergürtels, welcher in späteren Stadien kaudalwärts in fast horizontaler Lage aussproßt, unterliegt noch Kontroversen in der Deutung. 'SWIRSKI hält ihn für das wahre Coracoid, den ausganggebenden Teil für das Procoracoid; WIEDERSHEIM dagegen (auch DUCRET) deutet das letztere Stück als Coracoid, den Auswuchs als eine progressive, den Teleostiern eigene Bildung.

Die Ossifikation soll nach SWIRSKI beim Hecht anfänglich unabhängig vom Perichondrium des Knorpels erfolgen. WIEDERSHEIM und DUCRET finden dagegen bei Salmoniden die Ossifikation anfangs auf letzterem („exoperichondral") lokalisiert. In der Deutung stehen sich dieselben Ansichten gegenüber wie bei Ganoiden [1]). Auch der Knorpel selbst ossifiziert (von 2 Punkten aus: Scapula und Coracoid).

Phylogenetisches. Bei Ganoiden und Teleostiern tritt zwar in den Anfangsstadien die Anlage des Schultergürtels bereits auf und behält in der histiogenetischen Differenzierung vor den peripheren Teilen den Vorrang, aber gegenüber den Selachiern ist doch eine Differenz darin gegeben, daß namentlich der ventrale Fortsatz erst relativ spät entsteht. Es ist zu bedenken, daß die Aufhäufung von Dotter im Bauch der Embryonen nicht nur die Stellung der Vorderflosse (s. p. 203), sondern auch das Zustandekommen des Gürtels beeinflussen muß. Würde sich derselbe vor Aufzehrung des Dotters komplett anlegen, so wäre er für die definitive Bauchwand zu groß und müßte nachträglich wieder resorbiert werden. Dies wird durch die verspätete Anlage vermieden. Im übrigen herrscht Uebereinstimmung mit Selachiern.

Dipnoer. Bei Ceratodus [2]) legt sich das Innenskelett einheitlich an. Der Schultergürtel geht in der Differenzierung den peripheren Skelettteilen der Flosse voraus. Eine komplette Trennung im Schultergelenk tritt so wenig ein wie bei Selachiern, denen die Frühentwickelung völlig zu entsprechen scheint. Doch kommt später Ossifikation hinzu, die in Form zweier Platten „unmittelbar über dem Knochen" erfolgt. Auch hier stehen sich die Deutungen, ob Dermal- oder Ersatzknochen, noch unvermittelt gegenüber.

β. Entwickelung des Beckens.

Selachier [3]). Das Zonoskelett der abdominalen Gliedmaßen bildet sich in analoger Weise wie bei den thorakalen. Jederseits entsteht in der Rumpfwand ein isoliertes vorknorpeliges Spangen-

---

1) WIEDERSHEIM und DUCRET verwerten ihren Befund für die Ansicht, der Knochen sei ein Ersatzknochen (auch GÖLDI 1884, GÖTTE 1877). GEGENBAUR (1898) widerspricht dem und homologisiert ihn mit dem Cleithrum, einem rein dermalen Knochen.

2) Nach R. SEMON 1898 (III [7], p. 29).

3) Siehe Arbeiten von BALFOUR 1881, DOHRN 1884, A. THOMPSON 1885, MOLLIER 1894, BRAUS 1904. Ich folge im wesentlichen MOLLIER und meinen eigenen Untersuchungen.

stück, in welchem Nerven eingeschlossen sind. Der ventrale Fortsatz reicht bis in die Nähe der Mittellinie, der dorsale über die Nervenkanäle hinaus (Fig. 198). Später bahnt sich vom ventralen Teil der Anlage aus ein Zusammenschluß des vorknorpeligen Gewebes in der Medianlinie an (*s* Fig. 199). Inzwischen hat sich der Knorpel an-

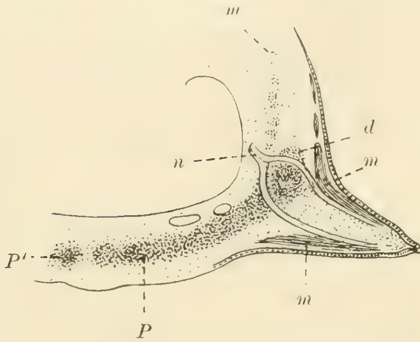


Fig. 198. 1. Anlage des Skelettes in der Beckenflosse von Torpedo, Querschnitt. *P* Becken (Vorknorpel). *P'* Beckenanlage des anderen Antimers. *d* dorsaler Fortsatz des Beckens (Ileum). *N* Nerv; teilt sich in dorsalen und ventralen Ast, von welchen jeder separat den Vorknorpel durchsetzt. *m* Muskulatur der Flosse. *M* Rumpfmuskulatur. Nach Mollier.



Fig. 199. Skelettanlage der Hintergliedmaße von Spinax niger. (Plastische Rekonstruktion von vorne gesehen.) Die rechte Beckenhälfte in etwas anderer Stellung als die linke. Die Knorpelanlagen sind punktiert, die Vorknorpelanlage im Halbton wiedergegeben. *P* Beckenknorpel. *Pp* Propterygium. *S* Zusammenhang zwischen den Antimeren (oberhalb der schmalen Brücke trennt ein schmaler Spalt die Anlagen noch völlig; ein vorspringender Fortsatz des linken Bogens schiebt sich vor den Spalt, vereinigt sich aber nicht mit der anderen Seite.) *d* höchster Punkt des dorsalen Abschnittes. *P. pr.* Processus praepubicus. *n* Borste, im Nervenkanal steckend. (Original.)

gelegt, welcher separat im Becken (*P*) und distalen Skelett (*Pp*) auftritt und (wenigstens bei Spinax) anfangs von dem des anderen Antimers in der Medianlinie ziemlich weit entfernt ist. Später kommt es zu kompletter vorknorpeliger und dann knorpeliger Konkrescenz in der Mitte des Bauches, so daß von der ursprünglichen Trennung nichts mehr zu sehen ist. Dagegen können noch kleine mediane Fortsätze aus der einheitlichen Beckenflosse auswachsen, die gerade da entstehen, wo die Verwachsung erfolgte (*Pr. i. a.* u. *p.*, Fig. 200).

Während anfänglich die Bogenform des Zonoskelettes deutlich ist (Fig. 198, 199), bildet sich später der dorsale Teil (Ileum, *d*) zurück; es tritt außerdem eine erhebliche Abplattung des ventralen Teiles ein (Fig. 200). Die beim ausgebildeten Tier vorhandene ebene Platte, an welche ungefähr in gleicher Flucht seitlich das Skelett der freien Flosse anstößt, ist also eine reduzierte Bildung.

Phylogenese. Die Ontogenie beweist, daß die Becken mit deutlichem dorsalen Fortsatz[1]) und von charakteristischer Bogenform,

---

1) v. Davidoff hielt den mit *P. pr.* Fig. 200 bezeichneten Fortsatz für den Rest des dorsalen Abschnittes des Beckens und nannte ihn Proc. iliacus. Er besteht jedoch ontogenetisch neben der wirklichen Spitze des Dorsalfortsatzes (*d*, Fig. 199). Während sich die dorsale Partie zurückbildet, wächst der fragliche Fortsatz weiter aus. Es ist der Processus praepubicus (nach J. Parker, A. Thompson, Wieders-

wie sie bei Holocephalen zeitlebens besteht, die phylogenetisch ältere, die Platte der recenten Squaliden und Batoiden eine davon abgeleitete Ausbildung vorstellt. Die Homodynamie des Beckenbogens mit dem Schulterbogen ist also in der Ontogenie deutlich (vergl. Fig. 198 und 195, p. 205), im ausgebildeten Zustand aber verwischt. Dadurch ist die An-

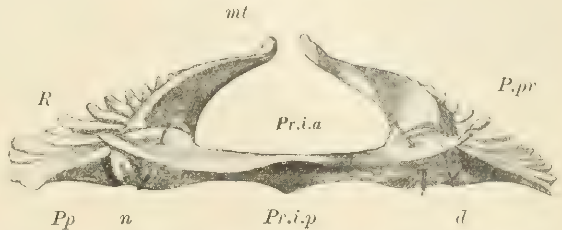


Fig. 200. Beckenplatte und peripheres Skelett eines ausgewachsenen Spinax niger. Ansicht von vorn. Während beim embryonalen Becken in derselben Stellung das distale Skelett nur in seinem vorderen Rand (*Pp*. Fig. 199) sichtbar, im übrigen aber durch den dorsalen Abschnitt verdeckt ist, ist dasselbe hier (in starker Verkürzung) zu sehen. Bezeichnung wie bei Fig. 199. *Pr.i.a.* Proc. impar anterior (am Vorderrand, hell beleuchtet). *Pr.i.p.* Proc. impar post. (am Hinterrand, im Schatten). *Mt* Metapterygium. *R* Radien. (Original.)

nahme Dohrn's (A. L. III [3], 1884) hinfällig, welche in der Ontogenese von Schultergürtel und Becken der Haie einen Beweis sah, daß beide ihrer Entstehung nach ohne jede Aehnlichkeit (heterogenetisch) seien.

Thacher und Mivart vertraten aus vergleichend anatomischen Gründen (vergl. auch p. 206) die Ansicht, daß die Beckenplatte ausgewachsener Haie der Urform des Zonoskelettes näher stehe als die Bogenform, wie sie nur bei Holocephalen im Beckengürtel, sonst im Schultergürtel fertiger Tiere vorliegt. Es gehört diese Meinung in den Vorstellungskreis hinein, daß das Zonoskelett als axipetaler Auswuchs aus dem Basipterygium entstanden sei, wozu die geringe Größe des Beckens und seine Lage (mit dem Basipterygium in einer Flucht, Fig. 200) eine Illustration bilden sollte. Gerade die Plattenform und die in Betracht kommende Lage des Beckens ist aber der Ontogenie nach etwas spät Erworbenes. Der Schultergürtel darf also nicht mit dem reduzierten, ausgebildeten Becken bei Selachiern verglichen werden, sondern nur mit dem ontogenetischen Anfangsstadium desselben. In diesem Stadium ist die Bogenform kaum weniger ausgesprochen als beim Schultergürtel. Denn *d* ersebt sich über dem Nervenloch ungefähr so hoch, wie dieses über dem tiefsten Punkt des Beckens *S* (Fig. 199). Beim Schultergürtel verhält sich die Höhe der Scapula zu derjenigen des ganzen Gürtels auf der gleichen Entwickelungsstufe wie 4:7, beim Becken wie 4:8, also fast ebenso. Freilich ist die Gesamthöhe des Beckenbogens kleiner als diejenige des Schulterbogens, wie bei der geringen Entfaltung der hinteren Extremität gegenüber der vorderen zu erwarten ist.

Dipnoer. Die Anlage des Beckens erfolgt nach Semon 1898, (III [5], p. 195) bei Ceratodus in continuo mit dem distalen Skelett. Anfangs sind die antimeren Anlagen wie bei Selachiern separiert, später fließen sie in der Medianebene zusammen. Von der Symphyse aus bildet sich erst sekundär der Processus impar, der aber hier zu einem

HEIM). Im fertigen Zustand wäre die Stelle der ursprünglichen dorsalen Spitze an dem mit *d* bezeichneten Punkt zu lokalisieren (Fig. 200). — Bei vielen Rochen wächst der Proc. praepubicus sekundär weit stärker aus (Torpedo, Mollier).

langen Fortsatz auswächst. Die späteren Stadien, besonders die Ossifikation, sind noch unbekannt.

Ganoiden und Teleostier. Beide Familien behandle ich hier zusammen, weil ihnen eine separate Stellung gegenüber Selachiern und Dipnoern bezüglich des Beckens zukommt. Daß bei ihnen ursprünglich ein wahres Zonoskelett vorhanden war, dafür zeugen fossile Ueberreste von Crossopterygiern (Eusthenopteron). Inwieweit in der Ontogenese der recenten Vertreter noch Reste davon vorkommen, ist zur Zeit noch unbekannt (die Frühentwickelung des Beckens von Polypterus oder Calamoichthys würde Aufschluß versprechen). In der Ontogenese der genauer bekannten Formen (Acipenseriden, Teleostier) ist die typische Entwickelung eines Beckens nicht vorhanden, der Prozeß vielmehr durch andere Vorgänge ersetzt. Denn die Topographie und Entwickelungsfolge der Skelettanlagen ist eine ganz andere als bei dem Brustgürtel derselben Embryonen (oder Selachier), ein ganz anderer auch als bei dem Becken der Selachier und Dipnoer. Es bildet sich nämlich die Skelettanlage zuerst peripher in der Basis der freien Flossenleiste aus und wächst erst nachträglich (axipetal) in die Rumpfwand vor (Fig. 201). In dieser findet sich dann später eine Platte, die freilich äußerlich einer Beckenplatte des fertigen Zustandes von Selachiern manchmal gleicht, von der embryonalen Form des Selachierbeckens ganz verschieden und auch ihrer centripetalen Entstehung nach nicht mit derselben zu vergleichen ist[1]). Sie wird bei dem Basipterygium, zu dem sie gehört, Besprechung finden.

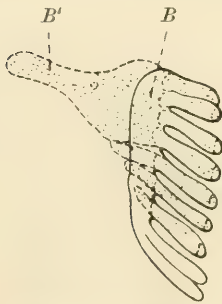


Fig. 201. Frühanlage des Skelettes der Bauchflosse von Acipenser sturio: weiß, der Kontur mit ausgezogenen Linien. In punktierter Darstellung ist ein späteres Stadium auf die Figur aufgepaust, um zu zeigen, daß sich die Platte *B'* axipetal als Auswuchs von *B* ausbildet. Frei nach Mollier.

Die axipetale Vorwanderung wiesen bei Acipenseriden Mollier 1897, bei Polypterus Budgett 1903 (III [5], p. 195), bei Teleostiern v. Rautenfeld (Hecht 1882), Harrison 1895, Ducret 1894 (beide bei Salmoniden, III [5], p. 195) nach. Beim Hecht schiebt sich in späteren Stadien die gesamte Anlage des Innenskelettes der Beckenflosse soweit axipetal, daß nur noch das terminale Ende in die Basis der freien Flosse hineinragt. Da im frühesten Entwickelungsstadium der basale Rand der Anlage erst jenseits dieser Stelle, also bereits in der freien Flosse beginnt, so ist die Verschiebung größer als die relative Breite der ganzen Skelettanlage. Anfangs sind deshalb auch die antimeren Anlagen weit voneinander entfernt, später nähern sie sich bis zur Berührung oder Verschmelzung.

b) Basipterygium und dessen Derivate.

α. Brustflosse der Selachier und Dipnoer.

Das primäre Basale und seine Radien (Metapterygium). Die erste Anlage des Basipterygium[2]) der Selachierbrustflosse wurde

---

1) Diejenigen Autoren, welche aus vergleichend-anatomischen Gründen eine axipetale Entwickelung des Zonoskelettes vom Basipterygium aus annehmen, stützen sich vornehmlich auf die Beckenflosse der Ganoiden (Thacher, Mivart, vergl. p. 206).

2) Balfour (1881) entdeckte die einheitliche Entstehung des Basipterygium

bereits bei der Entstehung des Schultergürtels beschrieben. Bei Spinax entwickelt sich aus dem Zonoskelett ein kleiner Fortsatz, welcher in die Flosse hineinwächst. Bei Mustelus ist derselbe im frühesten Stadium länger als bei Spinax; bei Torpedo wurde er am längsten gefunden. In allen Fällen hat der Zapfen das Gemeinsame, daß er eine zeitlang glatte Konturen, keine Fortsätze hat. Ich nenne ihn das „primäre Basale“ (Fig. 202). Es fangen nun — bei dem einen Objekt etwas früher als bei dem anderen — aus diesem primären Basale Fortsätze an auszuwachsen: die Radien. Dieselben entstehen zunächst am late-



Fig. 202. Anlage des Basipterygium bei Torpedo, Brustflosse. Horizontalschnitt. Das primäre Basale (Vorknorpel) zieht als glatt konturierter Streifen in der Flosse kaudalwärts. Nerven schwarz. *G* Gefäße. Nach S. Mollier.

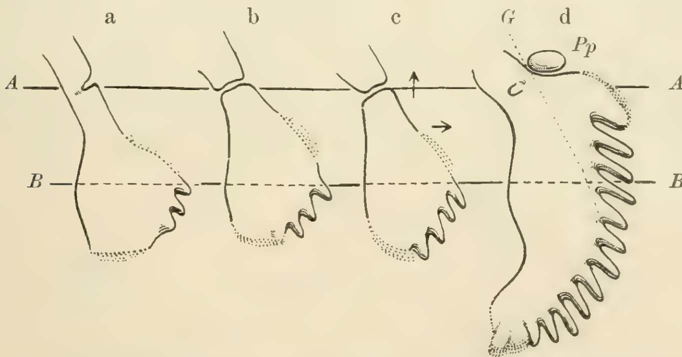


Fig. 203. Anlage des Basipterygium bei Spinax niger in den frühesten Bildungsstadien (Vorknorpel). Bei derselben Vergrößerung gezeichnet. Die Linie *AA* geht bei allen 4 Stadien durch den Nervenkanal der Schultergürtelanlage (welche kontinuierlich ins Basipterygium übergeht). Die Linie *BB* ist von dem zuerst entstandenen präaxialen Seitenradius aus parallel zu *AA* gezogen. Stad. a, b und c von 27 mm langen Embryonen, Stad. d von 31 mm l. Embryo, *Pp* Anlage des Propterygiums. Nach E. Ruge.

ralen (präaxialen)[1]) Rand der Flosse. Bei Spinax ließ sich verfolgen, in welcher Reihenfolge diese Sprossen successive entstehen,

und schilderte die Differenzierung des Metapterygium bei Scyllium. Er hielt die Radien für inkomplette Sonderungen aus einer einheitlichen Anlage, die terminal noch im Knorpelstadium zusammenhängen sollten. Mollier (1894) wies dagegen bei Torpedo ein Stadium nach, in welchem noch keine Radien bestehen und das Basipterygium ganz schmal ist. Er stellte damit zuerst fest, daß die Radien als Seitensprossen auftauchen. Ich folge vornehmlich Mollier (Mustelus, Torpedo), E. Ruge 1902 (Spinax) und eigenen Untersuchungen 1904 (III[5], p. 195).

1) Der laterale Rand der Flosse wird von Nerven (motorisch und sensibel) versorgt, welche weiter kranialwärts entspringen, als diejenigen, welche den medialen Rand innervieren. Denkt man sich also eine Achse durch die Flosse von ihrer Basis zur Spitze gelegt, so ist die laterale Partie prä-, die mediale postaxial zu ihr orientiert. Diese Ausdrücke sind von Huxley (1876, p. 47) geprägt worden, dem sie viele Autoren, so auch ich (1900, p. 162), entlehnten, weil sie dieselben für vortrefflich halten. C. Rabl's Angaben (1901, p. 542, Anm. 11) bezüglich derselben sind irrtümlich.

indem der Nervenkanal in der Schultergürtelanlage als Marke benutzt, und von da aus die Länge des primären Basale und der Abstand der Radien in den verschiedenen Stadien gemessen wurde (Fig. 203). Anfangs (Stad. a, b, c) entstehen die Radien in kranio-kaudaler Richtung einer nach dem anderen. Später (Stad. d) setzt sich diese Art der Entwickelung unter beständig fortwachsendem Längenwachstum des primären Basale auch noch fort; es treten aber außerdem vor dem zuerst entstandenen Radius kranialwärts neue Sprossen auf. Denn bei zunehmendem Wachstum der Strecke zwischen den Linien *AA* und *BB* müßte ja der zuerst gebildete Radius von dem Nervenkanal weiter abrücken. Statt dessen entstehen an einer vorher schon erkennbaren diffusen Randzone neue Radien näher an Linie *AA*. Diese sollen vorläufig nicht weiter verfolgt werden. Ich behandle sie später zusammen mit den sekundären Basalia, zu denen sie gehören.

Bisher bestand die ganze Anlage des Basipterygium, d. h. die Gesamtanlage des Skelettes der freien Gliedmaße, aus einer zusammenhängenden Vorknorpelmasse. Die Verknorpelung (Fig. 209 a b, p. 223) setzt in den primären Basalia und kurz darauf in den Radien mit separaten Centren ein (indem gleichzeitig auch zwischen Schultergürtel und Basipterygium die Abgrenzung erfolgt). Die Radien chondrifizieren in derselben Reihenfolge, wie sie entstanden. Bei Spinax legen sich die Querglieder der Einzelstrahlen so an, daß der zuerst entstehende Knorpelkern das Basalglied liefert.

Fig. 204.

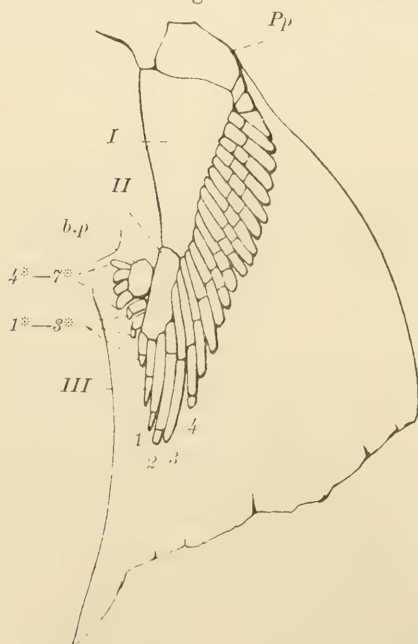


Fig. 205.

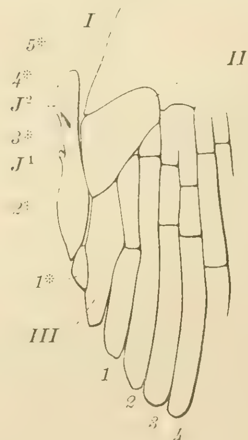


Fig. 204. Brustflossenskelett eines ausgewachsenen Embryos von Centrophorus granulosus (Original).

Fig. 205. Spitze des Brustflossenskelettes eines Heptanchusembryo 103 mm L. (plastische Rekonstruktion, Original).

Separat von ihm entwickelt sich darauf an der Spitze der Vorknorpelsprosse ein zweiter Knorpelkern, das zweite Glied, und endlich ebenso das Endglied. Bei Mustelus und Torpedo wurde eine zusammenhängende Knorpelanlage für die ganzen Radien und unmittelbar nach dem Auftauchen derselben Zerfall in die Querglieder beobachtet. Das vorknorpelige Zwischengewebe zwischen den Knorpelcentren verhält sich wie dasjenige in der Schultergelenkgegend (p. 206). Nur tritt in dem elastischen Faserknorpel keine Spaltbildung wie dort auf. Die Bewegung zwischen den Teilen ist hier in der freien Flosse nicht so ausgiebig, so daß die faserigen Zwischenplatten der Funktion genügen.

Das primäre Basale verknorpelt in einem Guß. In ihm treten nachträglich Gliederungen auf, indem bereits angelegte hyaline Grundsubstanz sich wieder auflöst. Bei Spinax gliedert sich ein terminales Stück, der Stammradius, von der Basalplatte ab (Fig. 209c bei *T*): in späteren Stadien entsteht wahrscheinlich ebenso ein Endradius (Fig. 207e).

Das terminale Ende des primären Basale wächst während der Verknorpelungsperiode weiter fort, indem sich ständig neues Vorknorpelgewebe an ihm bildet und neue präaxiale Seitensprossen erzeugt werden. Wenn ungefähr alle Radien angelegt sind, entsteht jedoch bei Spinax auch am postaxialen Rande des Stammstrahles ein Auswuchs [1]), in welchem sich später ein Knorpelplättchen differenziert (Fig. 207e bei *x*). Bei Centrophorusembryonen findet sich an Stelle desselben eine reiche Gliederung (Fig. 204). Drei freie Radien *1*—3** und eine Platte mit 4 ihr aufsitzenden Strahlen (*b.p* und *4*—7**) reihen sich aneinander. Da beim ausgebildeten Tier die hier noch freien Radien mit der Platte *b.p* verschmolzen sind, so ist anzunehmen, daß die Platte überhaupt durch eine Konkrescenz der Basalglieder getrennter Strahlen (*4*—7** oder mehr) entstand. Beim Embryo von Heptanchus sind noch komplette oder inkomplette Gliederungen in 5 Teile nachgewiesen (Fig. 205 *1*—5**), die beim fertigen Tier völlig verschwunden sein können. Ich nenne das einheitliche Konkrescenzprodukt Basale postaxiale. Bei Spinax verschwindet das Basale postaxiale in älteren Entwickelungsstadien wieder, es ist also absortiv [2]).

Während das primäre Basale anfangs ein wenig schräg zur Rumpfwand steht (bei Spinax in einem Winkel von ca. 15—20°), legt es sich in späteren Stadien der Rumpfwand an [3]) und biegt sich

1) Die postaxialen Radien können natürlich erst in späteren Entwickelungsstadien auftauchen, weil sie terminal allein erhalten sind. Sie differenzieren sich gleichzeitig mit der Spitze und ihren Vis-à-vis auf der präaxialen Seite. Biseriale Anordnung von Muskelanlagen in viel früheren Stadien (MOLLIER) sind vielleicht Reste einer ähnlichen Topographie des Skelettes, die an letzterem selbst der späteren Anlage wegen nicht mehr zur Anlage kommt.

2) Bei fossilen Xenacanthiden ist dieser postaxiale Radienbesatz viel reichlicher entwickelt gewesen (GOLDFUSS, FRITSCH, BROGNIART, DÖDERLEIN, s. Fig. 207d). Auch bei fossilen Crossopterygiern, bei welchen schon aus der Form der Flossen Aehnliches vermutet wurde, sind neuerdings biseriale Skelettformen beschrieben worden (Eusthenopteron nach SM. WOODWARD, GOODRICH). — Ueber Reste von solchen Strahlen bei recenten Haien siehe GEGENBAUR 1873, BUNGE 1874.

3) BALFOUR (1881) hielt die Existenz postaxialer Radien bei Selachiern für unmöglich, weil er glaubte, daß bei Scyllium das Basale anfangs dem Rumpfe anliege (keinen Raum für diese Gebilde lasse) und sich erst später durch Rotation im Schultergelenk schräg stellen könne. Dagegen ist einmal der positive

manchmal sogar auf dieselbe zu, so daß die Endpartie mit den postaxialen Radien Platz hat, sich unter dem Bauch nach der Mittellinie des Körpers zu auszudehnen (Fig. 203 u. 209).

Die bisher geschilderten Skeletteile, welche sich aus dem primären Basale heraus entwickeln, nenne ich insgesamt Metapterygium (Gegenbaur). Dasselbe umfaßt also einmal die Seitenradien, welche aus dem primären Basale heraussprossen (präaxial und postaxial) und ferner die Gliederungen des primären Basale selbst (Basale metapterygii, Stammradius und Endradius). Ebenso wird als Mesopterygium und Propterygium (Gegenbaur) je ein sekundäres Basale mit den zugehörigen Seitenradien bezeichnet. Ehe ich mich diesen und anderen Formen des Metapterygium zuwende, gebe ich einen Ueberblick über die Einteilung des Selachopterygium und die hier verwendete Nomenclatur.

Basipterygium (Balfour) = Gesamtskelettanlage in der freien Flosse zerfällt in

Basalia			Seitenradien	
primäres Basale	sekundäre Basalia		präaxiale (1,2,3 etc. in Figg.)	postaxiale (1*,2*,3* in Figg.)
dessen Querglieder:	präaxial	postaxial	Seitenradien am primären Basale Seitenradien an den sekundären Basalia	Seitenradien am primären Basale
Basale metapterygii (I, Fig. 204 u. a.) Stammradius (II) Endradius (III)	Basale mesopterygii Basale propterygii (vgl. Fig. 209 u.a.)	Basale postaxiale (vgl. Fig. 204)		

Ehe ich die weiteren Derivate des Basipterygium (sekundäre Basalia) bei Selachiern bespreche, ist es zweckmäßig, die Entwickelung bei Dipnoern zu schildern, weil bei diesen nur das Metapterygium zu stande kommt.

Bei Ceratodus-Embryonen (Semon 1898, III[5], p. 195) wächst von der Anlage des Schultergürtels aus ein Auswuchs vorknorpeligen Gewebes in die junge Flosse hinein: das primäre Basale (Fig. 206). Kurz nachdem im Zonoskelett die Verknorpelung begonnen hat, treten in proximo-distaler Reihefolge Chondrifikationscentren im primären Basale der freien Flosse auf. Aus der zwischen den Centren übrig bleibenden Zwischenschicht aus Vorknorpel sprossen fernerhin, nachdem etwa 6—7 Centren im primären Basale aufgetreten sind, Seitenstrahlen hervor. Dieselben entstehen, wie bei der Selachierflosse, zuerst präaxial und verknorpeln bald, indem sich für jedes Quer-



Fig. 206. Frühe Anlage des Skelettes der freien Brustflosse bei Ceratodus. Das primäre Basale als Vorknorpelstreifen in kontinuierlichem Zusammenhang mit der Schultergürtelanlage (letztere nur teilweise gezeichnet). *Z* Knorpelcentrum im Schultergürtel. *I* Knorpel für das basale Achsenglied. *II* Knorpel für das zweite Achsenglied. Nach R. Semon.

Befund des Auftretens solcher Radien bei Centrophorusembryonen etc. geltend zu machen und andererseits der Nachweis, daß umgekehrt die schräge Lage die ursprüngliche, die anliegende Position die spätere ist.

glied ein besonderes Chondrifikationscentrum bildet (Fig. 207a). Aeltere Entwickelungsstadien als das in Fig. 207 abgebildete sind zwar nicht bekannt (die SEMON'schen Serien gehen nicht über dieses Stadium hinaus). Da aber bei der fertigen Form zahlreiche prä- und postaxiale Radien sich finden (Fig. 207b), ist es gewiß, daß nach dem ersten präaxialen Radius entsprechende in den Winkeln zwischen den Gliedern des primären Basale sich bilden werden, an Stellen, welche in Fig. 207a bereits durch Vorknorpelauswüchse kenntlich sind. An der Spitze ausgebildeter Flossen sind noch immer Bildungsprozesse

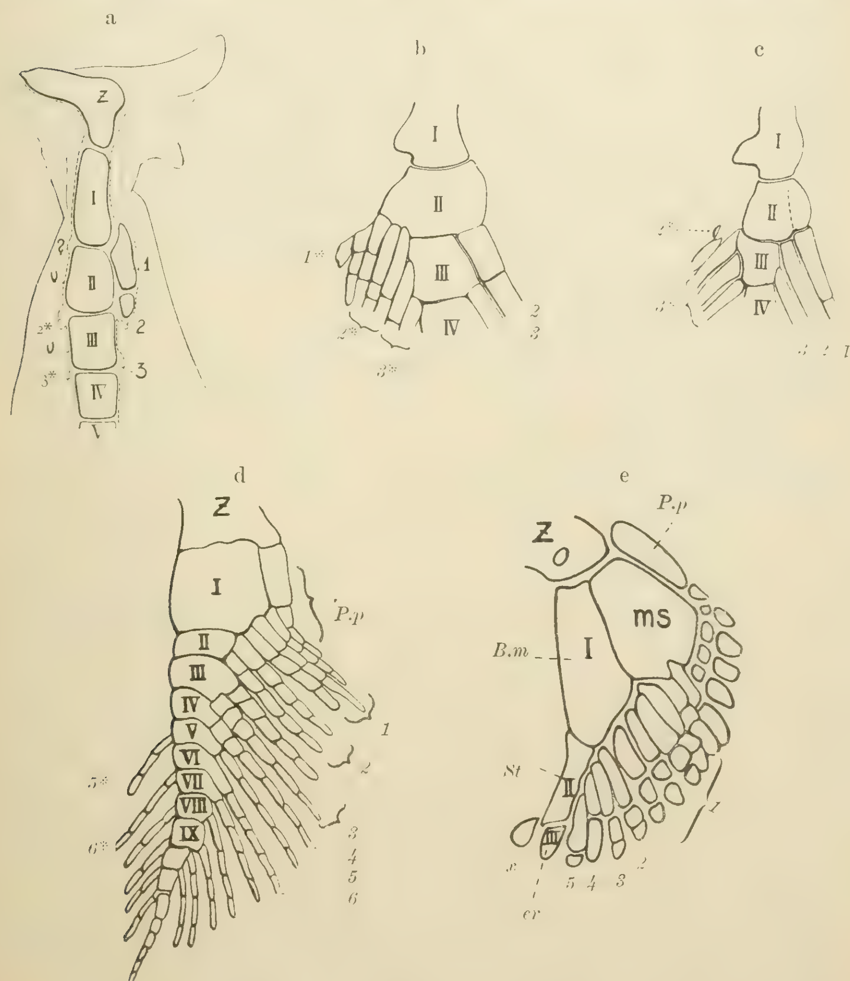


Fig. 207. **a Brustflossenskelett eines Ceratodusembryo. Nach R. SEMON.** b Aus dem Brustflossenskelett eines ausgewachsenen Ceratodus. Nach BRAUS. c Aus dem Bauchflossenskelett eines ausgewachsenen Ceratodus. Nach BRAUS. d Brustflossenskelett von Xenacanthus. Nach FRITSCH. e Brustflossenskelett eines Embryo von Spinax niger. Nach E. RUGE. Sämtliche Figuren stehen übereinstimmend so, daß die präaxiale Seite nach rechts, die postaxiale Seite nach links gewendet ist. Einander entsprechende Teile sind mit denselben Ziffern bezeichnet. *Z* Schultergürtel. *B.m* Basale metapterygii. *St* Stammradius. *er* Endradius. Die übrigen Buchstaben siehe Text.

neuer Seitenstrahlen im Gange. Nach Analogie mit solchen entstehen die zahlreichen präaxialen Seitenradien zum Teil durch Sprossen, die sich von der vorknorpeligen Randzone der Knorpelcentren (bei *v* Fig. 207 a) aus entwickeln.

Nachträglich treten bei Ceratodus Verluste an Seitenstrahlen ein. Bei der Brustflosse des ausgebildeten Tieres fehlt der erste präaxiale Radius (*1*) regelmäßig (Fig. 207b). Im Beckenflossenskelett ist er zwar distal noch vorhanden, basal jedoch nicht zu sehen, und zwar wahrscheinlich mit dem zweiten Achsenglied verschmolzen (Fig. 207 c *1*, die vermutliche Konkrescenzlinie gestrichelt, Braus 1900, p. 256). Auch beim postaxialen Radienbesatz kommen Reduktionen vor. Zwar ist es bei den bekannten Embryonalstadien fraglich, ob an der mit ? bezeichneten Stelle der Skelettanlage in Fig. 207a überhaupt knorpelige Strahlen zu stande kommen, doch finden sich beim ausgebildeten Tier Reste von Radien, welche wahrscheinlich von solchen herstammen (Fig. 207b *1**). Andererseits fehlen sie und die zu *II* gehörigen Postaxialradien, die in der Regel reich entfaltet sind, gelegentlich bis auf geringe Ueberreste (Fig. 207 c). Auf diese Weise wird bei Ceratodus das erste Quersegment des primären Basale (*I*) nachträglich von Seitenradien entblößt und liefert das „Zwischenstück“, ein sekundäres Gebilde.

Die vorknorpeligen Zwischenzonen zwischen den Knorpelcentren wandeln sich wie bei Selachiern nachträglich noch in Faserknorpel um. Es entsteht bei Ceratodus außer im Schultergelenk noch in dem zwischen erstem und zweitem Achsenglied befindlichen Zwischenknorpel ein System von Spalten (primitive Periarthrose). Alle übrigen bleiben wie bei Selachiern solid (Synarthrosen).

Phylogenese. Vergleicht man das lang ausgedehnte primäre Basale von Selachierembryonen (besonders Fig. 202, p. 213) mit dem hier ebenso benannten Gebilde bei Ceratodus, so ist die Aehnlichkeit der Form und der Genese so komplett, daß ich die Homologisierung beider für gerechtfertigt halte[1]). Auch die Entstehung der prä- und postaxialen Radien und die Ausbildung der Gliederung ist in allem Wesentlichen die gleiche. Die postaxialen Radien, welche bei Ceratodus bereits in Rückbildung begriffen sind (Fig. 207 a, b, c), erleiden noch höhere Reduktionen bei Selachiern, wo sie zwar bei fossilen und embryonalen Formen auftreten (Fig. 207d, e Fig. 204), schließlich im entwickelten recenten Zustand häufig ganz fehlen. Die präaxialen Radien hingegen bilden sich bei Ceratodus ebenfalls successive zurück, entwickeln jedoch bei Selachiern progressiv die sekundären Basalia, auf die unten zurückzukommen sein wird.

Es wird jedoch von vielen Autoren bestritten, daß das primäre Basale der Selachier wirklich, wie es in der Ontogenie der Fall ist, phylogenetisch einheitlich gewesen sei. Dasselbe soll durch die

1) Versuche, das Basale meso- oder propterygii der Selachier mit der Achse des Ceratodusskelettes vergleichend-anatomisch zu homologisieren (Huxley, Mivart) sind mit der Ontogenie der Formen unvereinbar.

2) Auch bei Dipnoern wurde eine Entstehung der Achse durch Konkrescenz von Radien, allerdings in ganz anderer Richtung als bei Selachiern, angenommen (Haswell u. a.). Mollier, welcher diese Meinung eine Zeitlang teilte, hat sie inzwischen wieder aufgegeben. Semon, Braus, Rabl, Fürbringer u. a. halten die Anlage bei Ceratodus für primär einheitlich.

Konkrescenz der basalen Enden ursprünglich separater Radien nachträglich entstanden zu denken sein. Wenn das ihm äußerlich ähnliche und ontogenetisch gleich entstehende Skelettstück der Dipnoer phylogenetisch gerade so wie ontogenetisch als Einheit gebildet wurde, so wäre es allerdings unmöglich, beide zu homologisieren [2]). Da dieses Problem zwar viel umstritten ist, aber die Entstehung des gesamten Gliedmaßenskelettes der Vertebraten betrifft, kann ich nicht an demselben vorbeigehen, sondern will in kurzen Zügen die logischen Schlußfolgerungen skizzieren, welche an das vorhandene Material geknüpft wurden [1]).

Es besteht ohne Zweifel die Möglichkeit, daß ein anfänglich in der Phylogenese aus freien Stäben bestehendes Skelett, welches nachträglich partiell oder auch total zu einer Einheit verschmolzen ist, ontogenetisch direkt als Continuum angelegt wird. Man bezeichnet ganz allgemein eine solche Abkürzung der Entwickelung durch Fortfall der frühesten Stadien als Cänogenese. Bei den Extremitätenbildungen selbst sind derartige Cänogenesen höchst wahrscheinlich eingetreten z. B. bei den Skelettstäben der unpaaren Flossen (p. 180) und bei den sekundären Basalia der paarigen Flossen (p. 222). Wenn es also auf der Hand liegt, daß im primären Basale der Selachier trotz seiner individuellen Entwickelung als Einheit eine Vielheit versteckt liegen könnte, so ist dieselbe doch dadurch nicht bewiesen. Denn der Beweis bei den vorhin genannten Beispielen besteht darin, daß bei homologen Gebilden niederer Zustände wirklich getrennte Skelettstäbe beobachtet sind. Der Atavus, auf welchen die cänogenetisch-einheitlichen Basalia zurückgeführt werden, ist also bekannt. Für das primäre Basale der Selachierflossen ist aber ein Atavus mit getrennten Skelettstäben anstatt der Einheit nicht bekannt. Es ist bisher keine Form mit metameren Skelettstücken an Stelle des kontinuierlichen Basale metapterygii gefunden worden [2]). Aber es giebt eine Anzahl von Argumenten, welche das ursprüngliche Vorhandensein einer solchen Form indirekt erweisen sollen. Dieselben haben den Bau der Weichteile der Flossen (Muskeln und Nerven) zum Gegenstand. Diese sind von metamerer Herkunft (wie für die Nerven und damit indirekt für die Muskeln bei Selachiern A. Monro 1785 nachwies, ein Befund, der auch ontogenetisch durch die Entdeckung metamerer Muskel- und Nervenanlagen durch Balfour 1881 [A. L. II] und Dohrn 1884 [A. L. III [3]] Bestätigung

1) Historisch ist zuerst Thacher und kurz darauf Mivart für die Entstehung des Gliedmaßenskelettes aus isolierten Stäben eingetreten. Der Vergleich mit den separaten Radien mancher Pinnae und der Beckenflossen bei Ganoiden war der Ausgangspunkt bei ihnen. Ontogenetisch müßte, bei getreuer Rekapitulation eines derartigen phylogenetischen Prozesses, verlangt werden, daß zuerst getrennte Radien auftreten und daß diese sich nachträglich verbänden. In der That glaubten auch Dohrn und Wiedersheim, dies gesehen zu haben. Rabl, Mollier, Braus und E. Ruge stimmen aber darin überein, daß die ältere Angabe Balfour's von der einheitlichen Anlage des Skelettes richtig sei. Die separate Anlage von Radien ist also nicht bestätigt. Während Thacher, Mivart, Mollier u. a. von dem durch Konkrescenz entstandenen Basale aus nachträglich das Zonoskelett in die Rumpfwand hineinwachsend sich dachten, ist embryologisch umgekehrt zuerst die Anlage des Schultergürtels gefunden und von diesem aus das Aussprossen des Basipterygium beobachtet worden (s. p. 206).

2) Die fossilen Funde, welche als solche gedeutet werden (Cladoselache, Dean 1894—1902), haben vielleicht doch eine Basale besessen, wie nahe verwandte Fossilien auch (Cladodus, Symmorium); vgl. Jäkel 1892, Sm. Woodward 1898, Braus 1901, 1904. Sie sind also keine Beweise.

fand). Es wird nun der Beweis für die Metamerie des Skelettes darin gefunden [1]), daß die Metamerie der Muskel- und Nervenanlagen 1) numerisch und 2) topographisch mit der partiellen Gliederung des Skelettes (d. h. also den Radien) koincidiere. Daraus wird eine völlig metamere Struktur der gesamten Flossenanlage erschlossen (Rabl, Mollier), die das allein Wichtige, Primäre sei. Sie gilt als Beweis für die ursprüngliche Metamerie des jetzt cänogenetisch, konzentriert als Einheit gebildeten Basale metapterygii.

Numerische Beziehungen der Metamerie von Muskeln und Nerven zur Anlage des Extremitätenskelettes (Radien). „Die Zahl der Strahlen ist gleich der doppelten Zahl der Wirbel, die sich an der Bildung der Flossen beteiligen. Dieser Satz gilt in gleicher Weise für die Squaliden wie für die Rajiden." So lautet die Basis für die numerische Relation bei Rabl (1892, p. 203). Es ist damit behauptet, daß jeder in die Flossenanlage einwachsenden Muskelknospe ein Skelettradius entspräche. Da von jedem Myotom ausnahmslos, wie Rabl glaubt, zwei Dohrn'sche Primitivknospen in die Flossenanlagen einsprossen (soweit überhaupt die betreffenden Myotome an der Muskularisierung einer bestimmten Flosse beteiligt sind), so muß als Konsequenz daraus gefolgert werden, daß je zwei Strahlen einem Myotom, alle Strahlen also der doppelten Zahl aller beteiligten Myotome entsprechen (oder $\frac{R}{2} = W$, wenn R die Anzahl der Radien und W die Anzahl der Urwirbel bezeichnet) [2]). Es hat sich aber herausgestellt, daß die Zahl der Muskelknospen nicht immer mit der Zahl der Radien übereinstimmt. Bei Spinax finden sich beispielsweise statt 20 Kospen bei 20 Radien, wie man erwarten müßte, deren 37 (Braus 1898, 1904). Eine ausgedehnte Prüfung der numerischen Relation ermöglicht die Zahl der metameren Nerven, welche die Flossen der verschiedensten Selachier versorgen. Anstatt der Formel $\frac{R}{2} = W$, prüfte ich also die Formel $\frac{R}{2} = N$, indem von der allgemein als richtig anerkannten Annahme ausgegangen wurde, daß die Zahl der metameren Extremitätennerven (N) gleich der Zahl der Material liefernden Ursegmente (W) sei. Es ergab sich bei 20 daraufhin untersuchten Species (Squaliden, Rajiden, Holocephalen) nie Uebereinstimmung von $\frac{R}{2}$ mit N (W), dagegen kamen Abweichungen bis zu 17 im positiven und bis zu 6 im negativen Sinn auf Seite der Radien zur Beobachtung. $\frac{R}{2} + 17 = N$ und $\frac{R}{2} - 6 = N$ bezeichnen die Extreme. Auch embryologisch

1) Es ist klar, daß die metamere Anlage der Weichteile schlechthin kein Beweis für die segmentale Urstruktur des Skelettes sein kann, ebensowenig wie jemand sich würde einfallen lassen, aus der metameren Anlage der Augenmuskulatur etwa die segmentale Herkunft des Bulbus herzuleiten (Semon). Trotzdem ist vielfach die Ansicht verbreitet (z. B. auch von Dohrn 1902 wieder vertreten), daß die spinalen Muskelknospen an sich verböten, eine andere als metamere Entstehung des Skelettes anzunehmen.

2) Die Rabl'sche Formel (s. I^6, p. 166) ist eine weitere Ableitung dieser Folgerungen. Rabl prüfte dieselben an zwei Species (Torpedo und Raja) und hielt sie daraufhin bei Rajiden für richtig. Sie ist jedoch weder für Rajiden im allgemeinen, noch für Raja und Torpedo zutreffend, noch sind die theoretischen Voraussetzungen erwiesen (s. oben im Text).

wurden ähnliche Abweichungen bei einzelnen Species beobachtet (PUNNETT 1901). Die numerische Relation im RABL'schen Sinne besteht also nicht, wenn alle Knospen- und Muskelanlagen in Betracht gezogen werden. Nur, wenn — ganz willkürlich — ein Teil aus denselben (die der Extremitätenleiste zunächst liegenden) ausgewählt wird, ist eine Zahlenüberstimmung mit den Radien vorhanden.[1])

Topographische Beziehungen metamerer Muskel- und Nervenanlagen zum Extremitätenskelett. Die topographische Relation gilt für besonders überzeugend und hat — abstrahiert man zunächst von der Frage nach der Metamerie — etwas Bestechendes. Faßt man nämlich solche Fälle in's Auge, in welchen getrennte Muskelstreifen junger Flossen, die Musculi radiales, so orientiert sind, daß ein dorsaler und ein ventraler Streifen einen Radius der Skelettanlage genau zwischen sich faßt, so liegt die Vermutung nahe, daß die Lage der früh vorhandenen Muskeln die Entstehung der später auftretenden Skelettstäbe leite, und daß deshalb letztere wie erster ursprünglich getrennt gewesen seien. Bei einem solchen genetischen Verhältnis kommt es also natürlich auf genaueste Konkordanz der Teile an. Denn selbst geringe Abweichungen, namentlich in den Achsenstellungen der Muskel- und Skelettstreifen (Discrepanz der Lage) widerstreben der Annahme genetischer Wechselwirkungen. Für mich ist deshalb die Beobachtung bei Spinax niger, bei welchem in der jüngsten Anlage der Flosse Discrepanzen zwischen Skelett und Muskulatur bestehen, die beim ausgebildeten Tier in Konkordanzen übergeführt sind der Beweis, daß die letzteren nichts Primitives und auch nichts Notwendiges in der Entwickelung sind (BRAUS 1899, 1904).

Auch bilden sich bei Selachierembryonen die engen Lagebeziehungen zwischen Musculi radiales und Radienanlagen erst insofern allmählich heraus, als anfänglich ein ziemlicher Zwischenraum zwischen Muskel- und Skelettanlagen und beispielsweise keinerlei Berührung zwischen ihnen besteht. Erst später heften sich die Ursprünge der Muskeln an die Skelettanlagen an. Die Insertionen thun dies bei Selachiern nur an ganz beschränkten Stellen, da sie im übrigen an den Hornfäden, also am Integumentalskelett befestigt sind (v. DAVIDOFF, MOLLIER, BRAUS). Man müßte also schon in den Frühstadien eine Einwirkung per distans annehmen, wenn die Muskelanlagen dirigierend auf die später entstehenden Skelettanlagen wirken sollen.

Das Hauptargument schließlich beruht darin, daß die Metamerie — welche wir vorläufig beiseite ließen und die doch die Hauptsache ist — gar nicht mehr in den Muskelanlagen existiert, wenn sich zwischen ihnen die Skelettradien anlegen. Wie

1) Diese Relation bezieht sich übrigens nur auf die Radien, nicht oder nur indirekt auf die Körpermetamerie. Zieht man alle Extremitätenknospen bei Fischen in Betracht, die bekannt sind, so schwanken die Zahlen zwischen 1—4 pro Myotom (bei den Pterygia von Ganoiden, Teleostiern, manchmal bei Selachiern 1; im allgemeinen bei letzteren 2; bei den Pinnae der Selachier 3 oder 4). Es erklärt sich die verschieden große Zahl aus der verschiedenen Dicke der Skelettstäbe im Verhältnis zur Länge der Urwirbel. Am übersichtlichsten ist dies bei den Dorsales der Scylliiden. Die 2. Dorsalis liegt ganz im Bereich der Halbwirbel. Diese sind nicht merklich kürzer als die Vollwirbel, entsprechen also der Dicke von je 2 Radien der Flossen. Da aber auf 2 Halbwirbel erst ein Myotom kommt, liefert dasselbe hier 4 Knospen. Bei demselben Embryo steht die 1. Dorsalis auf der Grenze zwischen Halb- und Ganzwirbeln: es entstehen dort 3 Knospen. Die Pterygia liegen gänzlich im Bereich von Vollwirbeln: sie haben 2 Knospen. Die Metamerie bei einem solchen Embryo ist natürlich überall dieselbe.

Mollier (1894) nachwies, verbinden sich die Muskelknospen durch Anastomosen und verlieren dadurch ihren segmentalen, haploneuren Charakter. Dies äußert sich auch in den Entwickelungsprozessen der Extremitätennerven (Braus 1899).

Ich halte deshalb die metamere Struktur der Haiflossen nicht für erwiesen und ebensowenig die Einheit der Skelettanlage für eine Cänogenese. Vielmehr macht die Ableitung des primären Basale der Selachier von dipnoerähnlichen Zuständen, also von doppelt gefiederten Skeletten, wie sie oben nachgewiesen wurde, es sehr wahrscheinlich, daß die Einheit desselben nicht durch Konkrescenzen innerhalb der Pterygia entstand.

Die sekundären Basalia (Entwickelung des Propterygium und Mesopterygium).

Im Vorknorpelstadium entsteht bei Spinax niger ein Fortsatz des Basipterygium, welcher kranialwärts gerichtet ist und sich dann abschnürt (Fig. 203 d *Pp*, p. 213). Noch deutlicher ist die sekundäre kranialwärts gerichtete Entstehung bei Torpedo, da dort der Fortsatz beträchtlich größer wird und schließlich sogar das primäre Basale an Länge übertrifft. Bringt man die Skelette junger Entwickelungsstadien in entsprechende Lage (Fig. 208), so sieht man unmittelbar, daß in dem jüngeren Stadium (a) von dem gewaltigen

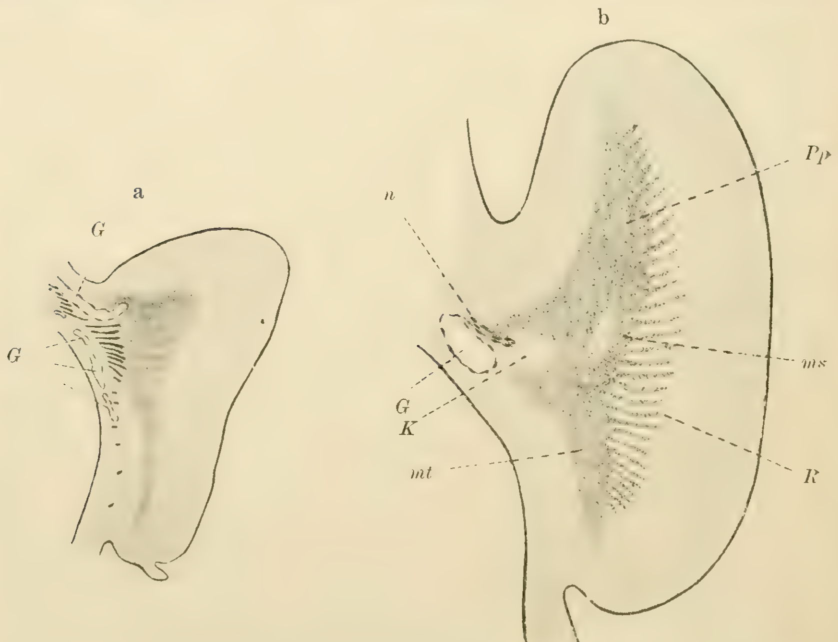


Fig. 208. Zwei Stadien der Entwickelung des Basipterygium in der Brustflosse von Torpedo. Horizontalschnitte. Die Figuren stehen so, daß der Nervenkanal der Schultergürtelanlage (in Fig. a durch die dicht zusammengedrängten Nerven gekennzeichnet) bei beiden auf derselben Horizontalen liegt. *G* Gefäße. *N* Nerv (in Fig. a sind die Nerven mit schwarzen Strichen wiedergegeben). *K* Nervenkanal im Schultergürtel. *Mt* Basale metapterygii. *Ms* B. mesopterygii. *Pp* B. propterygii. Nach S. Mollier.

Fortsatz *Pp* des Stadiums b noch nichts vorhanden ist (FÜRBRINGER 1902). Derselbe ist in den zwischen a und b liegenden Stadien successive ausgewachsen.

Bei der Verknorpelung des Basipterygium legt sich (gleichzeitig mit den anderen Basalia) in diesem sekundären Fortsatz ein besonderes Knorpelcentrum an, das allmählich zum Basale propterygii auswächst (Fig. 209). Dasselbe rechne ich seiner prochondralen Entwickelung nach zu den sekundären Basalia.

Vergleicht man bei Spinax niger die Formen des Basipterygium in frühen Stadien mit einander, so zeigt sich, daß die anfangs schlanke Platte kurz nach ihrer Entstehung an dem stielartigen proximalen Teil verbreitert wird. Schon im Stadium d der Fig. 203 ist jenseits der Linie *G*, welche ungefähr der ursprünglichen lateralen Kante der Stadien a bis c entspricht, eine neue Partie des Basipterygium entstanden, die den Stiel zu einem gerade so breiten Stück umgestaltet, wie es ursprünglich nur die apicale Partie des Basipterygium war. Bei der Verknorpelung bildet sich (jenseits der ursprünglichen Lateralkante, siehe Linie *G*, Fig. 209a) ein separater Knorpelkern: das Basale mesopterygii. Dasselbe entsteht also auch in einem sekundär im Basipterygium gebildeten Teil, der jedoch innigere Beziehungen zum primären Basale bewahrt als die Anlage des Pro-

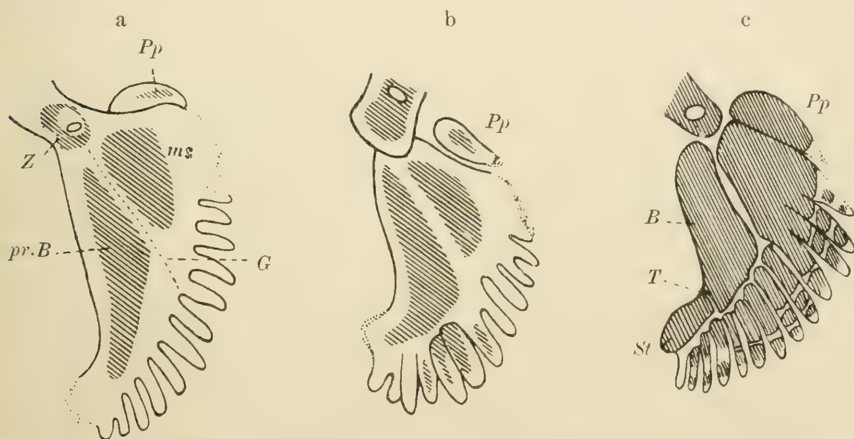


Fig. 209. 3 Stadien des Basipterygium von Spinax während der Verknorpelung. Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 28 (s. auch im Text). Nach E. RUGE.

pterygium, da er sich als Vorknorpel nicht wie letzteres selbständig macht (E. RUGE). Bei Torpedo ist letzteres, wenigstens partiell, wohl eingetreten. Dort entsteht der Vorknorpel für das Basale mesopterygii (*Ms* Fig. 208b) auch sekundär, lateral vom Rayon des ursprünglichen Basipterygium. Bei der Verknorpelung ist auch hier das Centrum in *Ms* ein separates.

Ueberblickt man die Differenzierungen des Basipterygium der Selachier, so sieht man 3 einheitliche Knorpelplatten in ihm auftreten (Basalia). Eine bildet sich in dem zuerst allein bestehenden Abschnitt des Basipterygium, dem primären Basale (s. p. 216). Sie stellt sich dadurch in Gegensatz zu den beiden anderen Platten, die in sekundär auftretenden Partien des Basipterygium lokalisiert

sind, den sekundären Basalia. Von diesen ist das Basale propterygii durch sekundäre Differenzierung der Matrix in rostraler Richtung (nach dem Kopf des Embryos zu) entstanden, das Basale mesopterygii dagegen durch nachträgliches lateralwärts gerichtetes Wachstum derselben (Fig. 213c, Pfeile)[1]).

Auch in dem späteren Bereich der sekundären Basalia liefert das vorknorpelige Basipterygium Sprossen, die Radien. Ihre Entwickelung dauert noch an, wenn bereits die Verknorpelung eingesetzt hat (Fig. 209). Bei Spinax niger bilden sich die Radien der sekundären Basalia successiv in kaudo-kranialer Reihenfolge, also gerade in umgekehrter Richtung wie die Radien des Metapterygium, die kraniorostralwärts aussprossen (E. Ruge 1902, vgl. Fig. 203 und 207). Auch bei Torpedo ist am Propterygium die kaudo-rostral gerichtete Entstehungsfolge der Radien beobachtet worden (Mollier 1894, s. Fig. 29b).

Sind die Radien verknorpelt, ein Prozeß, der sich in der für alle typischen Weise, aber hier auch kaudo-kranialwärts, abspielt (Fig. 209c), so besteht das Basipterygium der Brustflosse aus Meta-, Meso- und Propterygium.

Die frühe Genese zeigt also auch die Radien der sekundären Basalia als etwas Verschiedenes gegenüber denen des primären Basale. Die kaudo-kraniale Richtung ihres Entstehens entspricht der Succession, welche beim Auswachsen der Matrix für die sekundären Basalia selbst konstatiert wurde.

Phylogenese. Vergleicht man die Entstehung des Pro- und Mesopterygium bei Selachiern mit den Differenzierungen des primären Basale bei Ceratodus, so zeigt sich, daß der Unterschied ein nicht unbeträchtlicher ist. Während im postaxialen Bereich des primären Basale bei Dipnoern und Selachiern in gleicher Weise Rückbildungen auftreten, sind im präaxialen Gebiet bei Dipnoern auch regressive, bei Selachiern dagegen progressive Differenzierungen (eben die Bildung von Meso- und Propterygium) zu verzeichnen (Fig. 207).

Da bei fossilen Vorläufern der Selachier manchmal nur ein schmales, radienähnliches Propterygium und noch kein Mesopterygium vorhanden ist (Fig. 207d) und da bei den recenten Brustflossen entwickelungsgeschichtlich noch ein allmähliches Auswachsen der sekundären Basalia mit ihren Radien von eben derselben Stelle aus kenntlich ist, erweist sich die Differenz zwischen Dipnoern und Selachiern als eine historisch begründete. Beide Gruppen sind in verschiedener Ausbildungsrichtung begriffen, welche jedoch von einer gemeinsamen Grundform mit **gleichmäßigem** prä- und postaxialen Radienbesatz abgeleitet werden kann. Bei den Dipnoern ist die allmähliche Einschmelzung präaxialer Teile, bei den Selachiern die allmähliche Vermehrung von solchen ontogenetisch verfolgt worden. Es sei hier schon erwähnt, daß das Skelett der Tetrapoden (Chiridium) an keine dieser beiden divergierenden Richtungen angeschlossen werden kann, wohl

---

1) Balfour (1881) gab an, daß im Basipterygium die Anlage des Basale meso- und propterygii stecke. Doch hielt er beide noch im knorpeligen Zustand für eins (ein gemeinsames Centrum für beide). Rabl (1892), Mollier (1892, 1894) und E. Ruge fanden alle 3 Basalia als separate Knorpelkerne im Basipterygium. E. Ruge (1902, auch M. Fürbringer 1902) haben besonders die Succession der Ausbildung betont.

aber mit Wahrscheinlichkeit an die beiden zu Grunde liegende, entwickelungsgeschichtlich noch erkennbare Grundform[1]).

β. Brustflossenskelett der Ganoiden und Teleostier.

Die jüngste, bei Acipenser beobachtete Anlage des Basipterygium besitzt bereits Radien (über den Zusammenhang mit dem Schultergürtel siehe p. 207, Fig. 197a). In welcher Reihenfolge dieselben entstanden, ist also nicht bekannt[2]). Noch im Vorknorpelstadium gliedert sich von der Schultergürtelanlage derjenige Teil ab, mit welchem die beiden terminalen Radien zusammenhängen (Fig. 197b, I). Es ist dies das primäre Basale, dessen erster Seitenradius der Strahl 4 ist und dessen 2. Seitenradius (5) sich erst in einem späteren Stadium entwickelt (s. Fig. 197c). Vielleicht ist der Strahl 6 der fertigen Form (Fig. 197d) noch ein dritter entstehender Seitenstrahl, welcher sich bildet, wenn sich mit dem Auswachsen von I die Ursprünge der Seitenradien verschieben. Doch sind die Zwischenstadien zwischen dem letzten Stadium der Entwickelungsserie (c) und dem ausgebildeten Tier (d) noch unbekannt. Auch wissen wir nicht, wie sich die Längsspaltungen mancher terminaler Querglieder der fertigen Form im speciellen bilden.

Die Abgliederung der Radien aus der gemeinsamen Anlage erfolgt, ehe die Verknorpelung einsetzt. Es bilden sich die knorpligen Strahlen also von vornherein separat.

Von der reichen Entfaltung des Metapterygium wie bei Selachiern ist freilich bei Acipenser auch in der Ontogenese nichts zu sehen. Ob andere Ganoiden in ihrer Entwickelung mehr davon aufweisen, wissen wir noch nicht. Immerhin sei darauf hingewiesen, daß bei fossilen Crossopterygiern (Eustheuopteron, Sm. Woodward) ein doppeltgefiedertes Metapterygium gefunden wurde. Die von Budgett (III[5], p. 195) untersuchte ältere Polypteruslarve zeigt eine bemerkenswerte Aehnlichkeit des Brustflossenskeletts mit dem der Selachier. Speziell findet sich anch an der Stelle des postaxialen Basale von Heptanchus eine knorplige Fortsetzung des medialen Flossenrandes, welche beim ausgewachsenen Fisch verloren gegangen ist. — Alle Radien der Störflosse für einander gleichwertig zu halten, geht nicht an; denn die Ontogenese zeigt

1) Gegenbaur (1870) hat daraus, daß an Stelle der sekundären Basalia bei manchen ausgewachsenen Formen nur einzelne Radien vorkommen, vergleichend-anatomisch geschlossen, daß dieselben aus isolierten Radien durch Concrescenz entstanden seien. Die Paläontologie hat eine glänzende Bestätigung der Schlußfolgerungen Gegenbaur's geliefert, da bei primitiven fossilen Selachiern an Stelle der einheitlichen sekundären Basalia zahlreiche isolierte Stäbe vorhanden sind (Cladodus Traquar und Symmorium Cope). Der mutmaßliche Atavus ist also bekannt (Braus 1901). Die Formen besitzen ein einheitliches primäres Basale. Freilich ist in der Ontogenie von separaten Anlagen von Radien an Stelle der sekundären Basalia nichts zu sehen. Wohl aber bestätigt die Entwickelungsgeschichte noch die kaudo-kraniale Differenzierungsrichtung der sekundären Teile, welche Gegenbaur (1876) vergleichend-anatomisch postulierte, nachdem er seine ältere Anschauung (von der Differenzierung derselben in loco [1870]) aufgegeben hatte. — Die von Thacher u. a. vertretene Meinung, daß die 3 Basalia des Basipterygium gleichwertige Homodyname seien, widerstreitet der ontogenetische Entwickelung derselben.

2) Die kranialsten (1 u. 2 Fig. 197a) sind viel kleiner als die übrigen, möglicherweise also später angelegt. Entwickelung in kaudo-kranialer Reihenfolge würde der Auffassung Gegenbaur's entsprechen, welche in den frei am Schultergürtel befestigten Radien der Ganoiden Homologa der sekundären Basalia der Haie erblickt.

deutlich I in Beziehung zu zwei und später zu drei Radien. Es ist aber charakteristisch für Basalia, daß sie, wie hier die Partie I, die gemeinsame Matrix für allmählich an Zahl zunehmende Radien in der Ontogenese bilden. Die geringe Zahl der Seitensprossen gegenüber Selachiern und Dipnoern scheint mir nichts daran zu ändern, daß das Prinzip doch deutlich dasselbe ist. Der Lage nach kommt nur das primäre Basale als Homologon in Betracht[1]).

Bei Teleostiern entsteht eine Vorknorpelplatte, welche einheitlich ist und, wie es scheint, das Innenskelett der Brustflosse von vornherein in toto in sich birgt. Denn in späteren Entwickelungsstadien wird durch partielle Entwickelungshemmung und Auflösung des Vorknorpels ('Swirski 1880, Wiedersheim 1892) oder gar schon verknorpelter Partien (Ducret III[5], p. 195) aus der Platte (einmal der Schultergürtel und ferner) ein System isolierter Radien (I—V Fig. 210a) erzeugt. Letztere entstehen also wesentlich anders als bei den bisher besprochenen Fischen (etwa so, wie Balfour früher auch bei Selachiern die Entstehung der Radien gefunden zu haben glaubte, aber nicht durch Sprossung, wie sie in Wirklichkeit bei jenen sich anlegen).

Etwas später bilden sich distal von diesen Radien zahlreiche kleine, separate Knorpelherde (beim Hecht 12, Fig. 210a, beim Gold-



Fig. 210. a Brustflossenskelett eines Hechtembryos (Kombination zweier Figuren von 'Swirski). b Skelett der fertigen Hechtflosse. (Nach Gegenbaur.) z Schultergürtel.

fisch 10), die in einer Reihe liegen. Zwischen ihnen und den Radien wurden dann beim Hecht ('Swirski) noch intermediäre Knorpelinseln (α, β, γ) angegeben, die mit den distalen durch Vorknorpel zusammenhängen, aber von den basalen stets bindegewebig getrennt sind.

Es ossifiziert endlich ein Teil der Radien (II—V Fig. 210b, punktierte Partien). Auch kommt es vor, daß dermale Knochenstrahlen einzelne Knorpel umwachsen, so bei Salmo salar der kräftige „Rand-

1) Wegen der Litteratur verweise ich auf Wiedersheim (1892), Salensky (1892, 1898), Mollier (1897), Rabl (1902). Ich folge speciell der Schilderung Mollier's, deute aber mit Rabl das „Basale“ Mollier's anders (s. p. 207, Anm. 1). Doch kann ich auch Rabl nicht ganz beipflichten, da dieser das ganze „Basale“ Mollier's für die Anlage des Schultergürtels hält. Denn aus dem im Text angeführten Gründen ist für mich das mit I bezeichnete Stück der Fig. 197 wirklich ein Basale, also die durch die punktierte Linie von mir in Fig. 197a abgegrenzte terminale Partie des „Basale“ Mollier's nicht zum Schultergürtel gehörig. — Salensky's Darstellung (Sterlet) ist sehr abweichend von derjenigen der übrigen Autoren. Er behauptet z. B. isolierte Anlage der Radien und frühere Differenzierung bei diesen als bei den proximalen Partien.

strahl" den äußersten Knorpelradius (GEGENBAUR 1864). Es bleiben dann nur 4 Radien übrig.

Da der radialste Strahl in der frühesten Entwickelung eine Einkerbung zeigt (Fig. 210a, V), welche an die Anlage des Metapterygium bei Acipenser (Fig. 197b, I) erinnert, könnte an eine Homologie beider gedacht werden. Bei den übrigen Differenzen der Ontogenese der Teleostierflosse gegenüber den anderen Pterygia gemäß den bisherigen Erfahrungen, kann dies aber nicht mehr als eine Vermutung sein.

γ. Entwickelung des Basipterygium der Beckenflosse.

Selachier. Wie bei der Brustflosse entwickelt sich zuerst das primäre Basale (Fig. 211a, MOLLIER 1894). Bei Torpedo ist es, ebenfalls wie beim thorakalen Basipterygium, in dem jüngsten beobachteten Stadium bereits von ziemlicher Länge. Es produziert seitlich Radien und wächst dabei weiter terminalwärts aus (Fig. 211a und b). Auch die kranio-kaudale Succession ist also vorhanden.

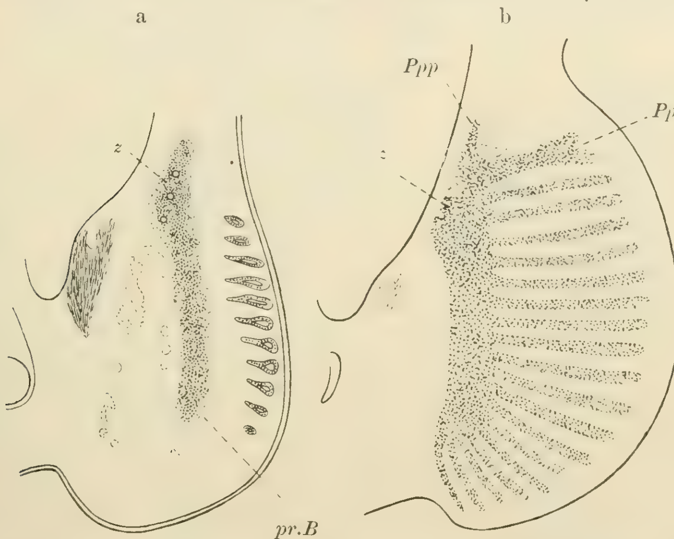


Fig. 211. Zwei Stadien der vorknorpeligen Anlage des Basipterygium (und Beckens) bei Torpedo. Nach MOLLIER.

Das primäre Basale mit seinen Radien ist homodynam dem Metapterygium der Brustflosse.

Auch ein sekundäres Basale bildet sich. Es entsteht am kranialen Rand der Brustflosse eine schmale Skelettplatte (Fig. 211b, *Pp*), welche anfangs 2, später 3 Seitenradien (Fig. 212) produziert, also völlig einem Basale entspricht. Auch sie bildet sich, wie die sekundären Basalia der Brustflosse, erst nachträglich (in Fig. 211a ist dieselbe noch nicht vorhanden). Bei der Verknorpelung der Skelettanlage sondern sich die Basalia vom Beckenknorpel und die Radien von den Basalia (Fig. 212).

Da das sekundäre Basale der Beckenflosse das einzige ist seiner Art, hat GEGENBAUR (1870) dasselbe dem auch bei der Brustflosse manchmal allein vorhandenen Basale propterygii verglichen. In der Ent-

wickelung bildet sich dasselbe mehr in der Richtung des Basale mesopterygii der Brustflosse. Es ist jedoch möglich, daß auch in der Brustflosse sich das Propterygium bei Formen, welche kein Mesopterygium besitzen, in etwas anderer Art entwickelt als gewöhnlich. Es harren beim abdominalen Basipterygium noch manche entwickelungsgeschichtliche Detailfragen der Bearbeitung [1]).

Einer befriedigenden ontogenetischen Durcharbeitung harrt auch noch der Kopulationsapparat (Mixipterygium) der Selachier. Derselbe besteht aus primären, sich knorpelig anlegenden Teilen, die zum Innenskelett der Flosse gehören, und aus dermalen krallenartigen Gebilden (meist 5, aber bis zu 11 Stück). Letztere differenzieren sich im Mesoderm von Hautfalten oder direkt im Innern des Begattungsfortsatzes (Petri 1877). Sie bestehen aus einer eigentümlichen, harten Substanz (Chondrodentin, Huber 1901). Eine Drüse, welche zwischen den Gliedern des Innenskelettes im Mixipterygium liegt, entwickelt sich aus dem Ektoderm der Haut (Petri, Huber). Am wenigsten wissen wir über die Ableitung der Knorpelstrahlen aus dem Basipterygium. Mollier (1894) findet bei Torpedo ein einheitliches Blastem am terminalen Ende des letzteren. Aus diesem differenzieren sich 2 Strahlen (Fig. 212 *mx*), welche das fragliche Skelett bilden. Ein dritter soll nach Mollier frühzeitig abortiv werden, bei Mustelus aber nicht verloren gehen. Dafür, daß diese Strahlen zusammen das Ende des Stammstrahles repräsentieren (von dem die einzelnen Teile durch Längsspaltung entstanden wären) sind aus vergleichend-anatomischen Gründen Gegenbaur, Jungersen, Rabl eingetreten. Andere halten außer dem Stammstrahl noch Seitenradien für mitbeteiligt am Aufbau des Skelettes. Nach Huber sind es ausschließlich präaxiale; ich glaube bei Chlamydoselachus einen postaxialen[2]) Radius zu erkennen.

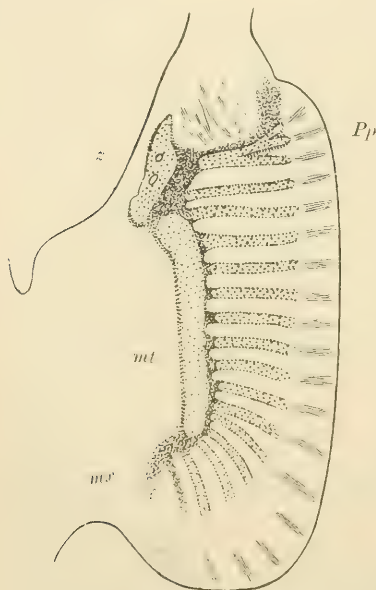


Fig. 212. Basipterygium (und Becken) bei Torpedo nach der Verknorpelung. Nach Mollier.

Dipnoer. Die früheste Anlage des primären Basale bei Ceratodus ist dieselbe wie in der Vorderflosse (Semon, 1898, III [5], p. 195).

1) Es ist jedoch der ontogenetischen Entstehung nach unzweifelhaft, daß nur die primären Basalia beider paariger Flossen miteinander verglichen werden können und ebenso nur unter den sekundären Basalia Homodyname zu finden sind. C. Rabl (1901) vergleicht dagegen das primäre Basale der Brustflosse mit dem sekundären der Beckenflosse und umgekehrt. Darauf baut sich sein Versuch auf, aus der Skelettanordnung der Pterygia die Abstammung der letzteren von einer einheitlichen Lateralflosse nachzuweisen.

2) Es wäre dies ein Beispiel des Vorkommens postaxialer Reste im abdominalen Basipterygium, von denen auch in der Ontogenie sonst bisher noch nichts gefunden wurde.

Spätere Stadien sind noch nicht bekannt. Beim ausgebildeten Tier ist jedoch zu sehen, daß der präaxiale Seitenstrahl des 1. Quergliedes nicht völlig verloren geht, wie meist bei der Brustflosse (Fig. 207c). Auch stehen im fertigen Zustand die präaxialen Radien ventralwärts, die postaxialen dorsalwärts, während bei der thorakalen Flosse gerade das Umgekehrte der Fall ist (A. SCHNEIDER).

Aus der Entwickelung der äußeren Form der Flossen des Ceratodus ergiebt sich mit Evidenz, daß diese Verschiedenheit durch entgegengesetzte Drehungen der Flossen (also auch der Skelettanlagen) um je 90° zu stande gekommen ist[1]) (Fig. 194, p. 203). Die fertigen Flossen sind also um 180° gegeneinander gestellt, wie auch aus ihrer ganzen Struktur, besonders der Topographie des Nervensystems hervorgeht (A. SCHNEIDER, HATSCHEK, SEMON, BRAUS). Infolgedessen müssen sie sich in ihrer Ruhelage spiegelbildlich zu einander verhalten.

Ein Mixipterygium fehlt bei Dipnoern auch in der Entwickelung. Lepidosiren hat ein eigentümliches, der Respiration dienendes Anhangsgebilde an der Bauchflosse, welches aus der Haut in Form großer Büschel hervorsproßt (EHLER 1894, KERR A. L. III [6], 1900).

Ganoiden. Beim Stör entsteht das Skelett der Bauchflosse als einheitlicher Gewebsstreifen, welcher lateralwärts in Seitenradien fortgesetzt ist (MOLLIER 1897). In dem kontinuierlichen Streifen sind jedoch dichtere Gewebssäulen an ihrem dunklen Aussehen zu erkennen, welche Fortsetzungen der Radien in ihn hineinbilden (Fig. 213). Zwischen denselben ist das Gewebe nur lockerer, nicht unterbrochen. Später, bei der Vorknorpelung, tritt im kaudalen Teil der Flosse völlige Isolierung der Radien ein, indem die Verbindungsstreifen zwischen den dichten Gewebssäulen sich auflösen und letztere zusammen mit den von Anfang an vorhandenen Radien einheitliche Knorpelstäbe bilden. Im hintersten Flossengebiet treten häufig nachträgliche Einschmelzungen ein, indem Radien nicht fertig ausgebildet werden. Im kranialen Teil der Extremität dagegen unterbleibt die Sonderung in einzelne Stäbe stets. Es entsteht hier eine breitere Platte, die später dorsal und ventral an die Stelle vorwächst, an welcher bei den bisher behandelten Fischen das Becken liegt. In Fig. 201 p. 212 sind in die mit ausgezogenen Linien reproduzierte Vorknorpelanlage die definitiven Knorpel mit punktierten Linien eingetragen.

Die Deutung des einheitlichen Vorknorpelstreifens[2]) ist noch zweifelhaft. MOLLIER (1897) hält denselben für ein Homologon des Beckens +

1) HOWES (1887) vertrat dagegen die Ansicht, die spiegelbildliche Ausbildung sei nicht durch Drehung entstanden, sondern durch konvergente Entwickelung der entgegengesetzten Ränder beider Flossen. Diese Meinung muß als widerlegt gelten. RABL (1901) hat sie jedoch wieder aufgenommen, indem auch er den Vorderrand des Skelettes der Brustflosse dem Hinterrand des Skelettes der Bauchflosse (und umgekehrt) bei Ceratodus gleich setzt (vergl. auch p. 228, Anm. 1).

2) v. RAUTENFELD (1882) hatte für den Sterlet und WIEDERSHEIM (1892) für den Stör angegeben, daß die Radien von vornherein isoliert aufträten. MOLLIER (1897) zeigte jedoch, daß in einem früheren, dem von jenem Autor beobachteten vorausgehenden Stadium statt der Diskontinuität eine einheitliche Anlage vorhanden ist. Besonders abweichend ist MOLLIER's Befund von den früheren darin, daß das einheitliche Basale (*B'* Fig. 35) von Anfang an kontinuierlich ist und seine Kontinuität nie verliert, während nach RAUTENFELD und WIEDERSHEIM auch dieses aus separaten Stäben entstände.

primären Basale und glaubt, da nach ihm ursprünglich diese beiden Skelettteile aus isolierten Stäben durch Konkrescenz entstanden sein sollen, es liege eine cänogenetische Verschmelzung der Radien im ersten Moment ihres Entstehens vor. Ich würde eher glauben, daß keine Cänogenese vorliegt, sondern daß die einheitliche Gewebsplatte mit ihren Radien (Fig. 213) ein typisches Basipterygium darstellt, wie es

Fig. 213.

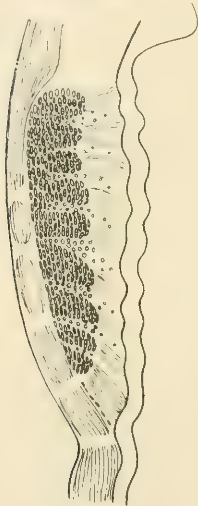


Fig. 214.

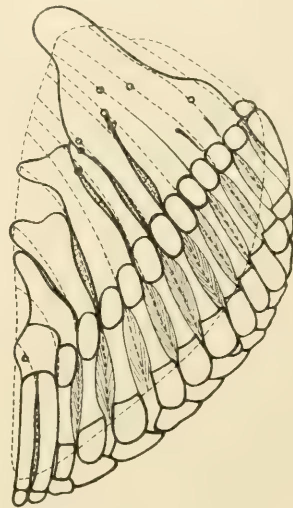


Fig. 213. Frühanlage des Skelettes der Beckenflosse von Acipenser sturio. Nach Mollier.

Fig. 214. Bauchflossensklett von Polyodon folium. Die Grenzen der Skelettteile mit ausgezogenen Linien, die Grenzen der daraufliegenden Muskelindividuen mit gestrichelten Linien wiedergegeben. Nach Braus 1900.

überall bei niederen Fischen auftritt. Die axipetal gerichtete Vergrößerung der Radien würde schon bei diesem ersten uns bekannten Entwickelungsstadium eingesetzt haben, so daß die Radien in Form der dichten Gewebssäulen sich in das Basale fortsetzen, um in späteren Stadien zum Teil weiter in die Rumpfwand in derselben Richtung vorzudringen und in dem vorderen Teil als größere Platte die Bauchmittellinie zu erreichen. Besonders deutlich lassen sich noch die hier waltenden Prozesse an den Nervenverhältnissen gewisser ausgewachsener Knorpelganoiden (Polyodon) ablesen. Denn die axipetal vorwachsende Platte *B'* (Fig. 201 p. 212) umwächst Nerven, die ihr in den Weg kommen und besitzt deshalb Löcher. Bei Polyodon kommen bis zu neun Nervenlöcher vor, die auf den Interradialgrenzen (oder auf den ihnen entsprechen Muskelgrenzen) liegen (Fig. 214) also nur so entstanden sein können, daß isolierte Skelettstäbe zwischen den Nerven hindurch vorwuchsen und sich dann verbanden[1]).

Teleostier. Bei ihnen tritt in der Beckenflosse ein einheitliches Basale wie bei Ganoiden auf, welches wie dort erst sekundär in

1) Die zahlreichen kleinen Basalia des Polyodon sind natürlich auch ein Argument gegen die Homologisierung dieser neuentstandenen Teile mit dem phylogenetisch alten Becken.

die Bauchwand vordringt. Aus dem distalen Rand der einheitlichen Platte differenzieren sich später kleine Strahlen (Wiedersheim 1892, Ducret III [5], 1894, p. 195). Diese bilden diskrete verschieden gestaltete Knorpelchen, die sich in der an den ursprünglichen Rand der primär gebildeten Platte anschließenden Zone verschiedenartig lagern.

Die Autoren sind darüber einig, daß die Verhältnisse im allgemeinen auf diejenigen bei Ganoiden beziehbar sind. Doch sieht v. Rautenfeld (1882) in der Platte der Teleostier ein Homologon einzig der sekundären Basalplatte des Störs (*B'* Fig. 201), während Wiedersheim glaubt, daß auch Homologa der freien Radien mit in dieselbe eingetreten seien. Die distalen Knorpelchen hält Wiedersheim für Homologe der Radien der Ganoiden, während v. Rautenfeld auch die Möglichkeit anerkennt, daß in ihnen Neubildungen vorliegen könnten.

Schluß.

Das Abstammungsproblem des Gliedmaßenskelettes. Es giebt im wesentlichen zwei einander scharf gegenüberstehende Hypothesen, die zu einer Lösung desselben führen sollen. Die eine geht von der freien Flosse aus und findet ein Vergleichsobjekt für diese in den unpaaren Flossen (Lateralfaltenhypothese). In dieser allgemeinen Fassung wurde sie bereits von Gervais (1856), Maclise, Humphrey u. a. vertreten. Andere Autoren legten den Schwerpunkt der Vergleichung in das Zonoskelett und fanden in Rippen oder Visceralbogen etwas diesem Entsprechendes. Von diesen letzteren Annahmen hat sich allein die Kiemenbogenhypothese Gegenbaur's (1870, 1873) lebensfähig erwiesen.

Die Schwierigkeit zu einem Resultat zu kommen, liegt namentlich in der ungemeinen Plastizität der peripheren Teile, die sich veränderten Funktionen entsprechend offenbar leicht umformen. Davon giebt z. B. einen Begriff die Nebeneinanderstellung dreier einfiedriger Skelettformen (Monostichopterygia, Fig. 215), von denen das erste einer unpaaren Flosse, das zweite dem Radienbesatz eines Visceralbogens und das dritte einer paarigen Flosse entnommen ist. Es wäre leicht, Zwischenformen zwischen diese 3 Bilder aus den bekannten Objekten einzureihen und so das Pterygium sowohl zum Visceralskelett wie zu den Pinnae in Beziehung zu bringen (auch doppelfiedrige Skelette, Distichopterygia, mit vielerlei Zwischenformen aus allen drei Lokalitäten sind bekannt). Die äußere Aehnlichkeit genügt also nicht, bestimmte Lösungen zu finden. Ließe sich dagegen die Genese der scheinbar gleichen oder ähnlichen Bildungen feststellen, so wäre zu entscheiden, was von ihnen durch nachträgliche Konvergenz aus verschiedener Ausgangsform, was aus gleichem Boden unmittelbar in verwandtschaftlicher Aehnlichkeit entstanden ist.

Die Entwickelungsgeschichte scheint mir, als Ausgangspunkt aller Skelettbildung (Innenskelett) die proximale (trunkale) Partie derselben zu erweisen. Bei den paarigen Extremitäten entsteht bei den niedersten Entwickelungsformen das gesamte Pterygium als ein Auswuchs des Zonoskelettes (p. 206). Damit stehen die Ergebnisse der Vergleichung fertiger Formen in gutem Einklang. Bei den Pinnae ist ebenfalls sicher eine axifugale Entwickelung erwiesen und der Ausgangspunkt der ganzen Entwickelung höchst wahrscheinlich im

Achsenskelett selbst gelegen. Wenn wir also die genetische Methode befolgen, so müssen wir die proximalen (trunkalen) Teile der paarigen und unpaaren Extremitäten vergleichen, nicht die peripheren, den freien Flossen eingelagerten Skeletteile. Gerade bei diesen bestehen aber so große Verschiedenheiten in der Form, Lage und Genese, daß jede Vergleichbarkeit ausgeschlossen ist[1]).

Andererseits hat das Zonoskelett der vorderen paarigen Flossen mit den Kiemenbogen in der Form und Lage eine solche Aehnlichkeit (Fig. 195, p. 205), daß auch solche Forscher, welche im übrigen die Ableitung des Extremitätenskelettes (Basipterygium) von Kiemenradien verwerfen, die Homodynamie des Schulterbogens mit den Visceralbogen zugaben (Dohrn, Jäkel, Kerr u. a., auch Rabl bedingungsweise). Die Versuche, hier die Genese wirklich zu begründen, stützen sich auf Befunde an fertigen Formen[2]) (Nachweis der Versorgung des Zonoskelettes selbst und einzelner Muskeln durch den visceralen Nervus vagus). Die Schwierigkeiten negativer Art, welche beim

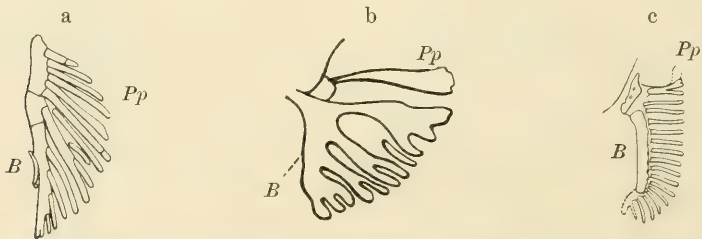


Fig. 215. Drei Monostichopterygia. a Pinna von Raja (nach Thacher). b Kiemenradius von Isistius (nach Garman). c Pterygium Torpedoembryo (Mollier).

Becken in der großen Entfernung vom Kiemenkorb erblickt wurden, können auch ontogenetisch als behoben gelten, da Verschiebungen beträchtlicher Art beobachtet, also möglich sind und speziell auch kaudalwärts gerichtete Wanderungen vorkommen. Positiv hat die Ontogenie hier ebenfalls Aufklärung geschaffen, da sie noch die Bogenform des Beckens bei Formen erkennen läßt, die im fertigen Zustand eine solche vermissen lassen und deshalb Veranlassung für manche Autoren gaben, an der Homodynamie von Schulter- und Beckenbogen zu zweifeln. Das also kann als gesichert gelten, daß die Ableitung des Schulterbogens von Visceralbogen auch die des Beckenbogens von solchen eo ipso bedeuten muß.

So kühn die Visceralbogenhypothese auf den ersten Blick erscheint und so oft sie auch angefochten und selbst totgesagt worden ist, so scheint sie mir doch — immer nur im Rahmen einer

1) Nur wenn man solche Pterygia zum Vergleich auswählt, bei welchen wie bei den Bauchflossen der Ganoiden — aber auch in der Ontogenese nachweislich sekundär! — eine Entwickelung von außen nach innen stattfindet, und damit Pinnae vergleicht, bei welchen gleichfalls nachträglich Konkrescenzen und axipetale Wachstumsprozesse eingetreten sind, dann — aber nur dann ist eine äußere Aehnlichkeit der Entwickelungsprozesse vorhanden, die aber natürlich hier nicht in Rechnung gesetzt werden kann. (Vergl. Braus 1904.)

2) Ich registriere hier vorläufig nur die neue Mitteilung Dohrn's (1902), daß das Kiemenskelett ektodermaler Herkunft sei und infolgedessen ektodermale Visceral- und mesodermale Gliedmaßenbogen nicht in Beziehung gebracht werden könnten. (Vergl. auch A. Brauer, Zool. Jahrb. 1904. p. 394.)

Hypothese — in gutem Einklang mit den zur Zeit bekannten morphologischen Thatsachen zu stehen und für weitere Untersuchungen großen heuristischen Wert zu besitzen. Die Lateralfaltenhypothese in ihrer historischen Form hat jedenfalls kein Recht, sich speziell auf ontogenetische Fakta zu berufen; denn diese sind ihr in fast allen Punkten ungünstig.

Es wurde jedoch schon früher erwähnt (p. 200, Anm 1), daß möglicherweise die äußeren Leisten, welche in der frühen Embryonalentwickelung die Entstehung der paarigen Extremitäten bei Fischen einleiten, auf einen Vorfahren der jetzt lebenden Tetrapterygier zurückweisen, bei welchem, ähnlich etwa den Metapleuralfalten des Amphioxus im Bereich des Kiemenkorbes, zu jeder Seite des Tieres ein einheitlicher kurzer Saum bestand, der noch kein Innenskelett aufwies. Ob ein solcher Saum von dermalen Elementen gestützt war (Hornfäden), entzieht sich der Vermutung. Doch wäre er ähnlich der unpaaren Saumbildung in der Medianlinie des Körpers zu denken, der er entwickelungsgeschichtlich so ähnlich ist. Erst mit dem Einwuchern des Innenskelettes im Sinne der Visceralbogenhypothese, also mit dem Einsprossen von knorpeligen Abgliederungen disponibel gewordener Kiemenbogen, leitete sich dann die eigentliche Bildung paariger Extremitäten ein.

Daß nur zwei und nicht mehr Gliedmaßenpaare bei Fischen und Tetrapoden sich ausbildeten, ist zweifellos eine Folge der mechanischen Bedürfnisse der Lokomotion und bei Landtieren im allgemeinen nicht wunderbarer, als daß wir Tischen und Stühlen 4 Beine geben. Bei schwimmenden Formen ist die Beschränkung in der Ausbildung von Extremitätenpaaren jedenfalls plausibler, wenn jedesmal eine neue transformatorische Kombination verschiedener Komponenten nötig war, um, der Kiemenbogenhypothese gemäß, aus einem Visceralbogenpaar Material für das Knorpelskelett eines Flossenpaares zu gewinnen. Die Bildung beruhte auf einem Kompromiß zwischen den funktionellen Bedürfnissen und der vorhandenen Matrix, nämlich successive verfügbar werdenden Kiemenbogen. Glaubt man dagegen, daß alle Rumpfmetameren gleichmäßig im Besitz kompletten Materiales für die Bildung paariger Extremitäten waren, so wäre es viel wunderbarer, warum nicht bei Wassertieren und hier und da bei Landtieren mehr Gliedmaßenpaare als gerade zwei entstanden.

Litteratur[1]).

Balfour, F. M. *On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii, considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London.* ***1881.***

Bernays, A. *Die Entwickelungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen. Morph. Jahrb. Bd. IV. Leipzig* ***1878.***

Boyer, E. R. *The Mesoderm in Teleosts, especially its share in the formation of the pectoral fin. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XXIII. Cambridge Mass.* ***1892.***

Braus, H. *Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Ein Beitrag zur Gliedmafsenfrage. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. (N. F. XXIV.) Jena* ***1898.***

---

1) Vergl. p. 195, Anm. 1. — Eine Anzahl der Abhandlungen, welche über die Pterygia handeln, ist dort schon aufgezählt, da sie sich gleichzeitig mit den Pinnae beschäftigen. Ich habe auf dieselben im Text durch den Zusatz III[5], p. 195 verwiesen.

Braus, H. *Ueber die Extremitäten der Selachier. Verh. Anat. Ges. Jena* **1898***.
— *Beiträge zur Entwickelung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. II. Teil: Die paarigen Gliedmaſsen. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII. Leipzig* **1899**.
— *Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Jenaische Denkschriften. Bd. IV. Jena* **1900**.
Bunge, A. *Ueber die Nachweisbarkeit eines biseralen Archipterygium bei Selachiern und Dipnoern. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII. (N. F. I.) Jena* **1874**.
Dean, B. *Historical evidence as to the origin of the paired limbs of Vertebrates. Amer. Natur. Phil. Bd. XXXVI.* **1902**.
— *Biometric evidence in the problem of the paired limbs of the vertebrates. Ibid.* **1902***.
Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. No. 22. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XV. Berlin* **1902**.
Emery, C. *et* **Simoni, L.** *Recherches sur la ceinture scapulaire des Cyperinoides. Arch. ital. Biol. Bd. VII.* **1886**.
Fürbringer, M. *Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Wurzeln bei Selachiern. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXX. (N. F. XXIII.) Jena* **1895**.
— *Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen etc. Festschrift f. C. Gegenbaur. Bd. III. Leipzig* **1897**.
— *Morphologische Streitfragen. Morph. Jahrb. Bd. XXX. Leipzig* **1902**.
Gegenbaur, C. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Schultergürtel der Wirbeltiere, Brustflosse der Fische. Leipzig* **1865**.
— *Ueber das Archipterygium. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII. Jena* **1873**.
— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig* **1898**.
Goldi, E. A. *Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriseus und Acipenser ruthenus. Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Studien zur Deckknochenfrage. Inaug.-Diss. Jena* **1884**.
Götte, A. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere: Brustbein und Schultergürtel. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIV. Bonn* **1877**.
Guitel, F. *Recherches sur le développement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus L. Archiv Zool. exp. et gén. 3. Série I—IV. Paris* **1896**.
Haswell, W. A. *On the structure of the paired fins of Ceratodus with remarks on the general theory of the vertebrated limb. Proc. Linn. Soc. New-South-Wales. Bd. VII. Sydney* **1883**.
Hatschek. *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Verh. Anat. Ges. Jena* **1889**.
Howes, G. B. *On the skeleton and affinities of the paired fins of Ceratodus with observations upon those of the Elasmobranchii. Proc. Zool. Soc. 1887. London* **1887**.
Huber, O. *Die Kopulationsglieder der Selachier. Inaug.-Diss. Basel* **1901**. *(Auch Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXX.)*
— *Mitteilungen zur Kenntnis der Kopulationsglieder bei den Selachiern. Anat. Anz. Bd. XIX. Jena* **1901***.
Huxley, T. H. *On Ceratodus forsteri, with observations on the classification of fishes. Proc. Zool. Soc. 1876. London* **1876**.
Kathariner, L. *Findet sich eine „Trägerfunktion" der paarigen Flossen nur bei den Dipnoern? Zool. Anz. Bd. XXII. Leipzig* **1899**.
Kerr, Gr. *Note on hypotheses as to the origin of the paired limbs of Vertebrates. Proc. Cambridge Phil. Soc. Bd. X. Cambridge* **1900**.
— *The origin of paired limbs of Vertebrates. Rep. 71 Meet. Brit. Assoc. Advanc. Sc. London* **1902**.
Mivart, St. S. *Notes on the fins of Elasmobranchs, with considerations on the nature and homologues of vertebrate limbs. Trans. Zool. Soc. Bd. X. London* **1879**.
Mollier, S. *Zur Entwickelung der Selachierextremitäten. Vorl. Mitt. Anat. Anz. Bd. VII. Jena* **1892**.
— *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte Bd. I. Wiesbaden* **1894**. *III. Die Entwickelung der paarigen Flossen des Störes. Ibid. Bd. VIII. Wiesbaden* **1897**.
Nussbaum, M. *Nerv und Muskel II. Archiv mikr. Anat. Bd. LII.* **1898**.
Oellacher, J. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Bachforelle. Vorl. Mitt. Ber. Naturw. Ver. Innsbruck. Jahrg. 8.* **1877**. *Innsbruck* **1879**.
Parker, W. K. *A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum in the Vertebrata. London* **1868** *(Ray Society pro 1867).*
Paul. *Os the pelvic find in the postlarval and young stages of Onus mustela (the five bearded rockling). Annals and Magaz. nat. hist. Vol. X.* **1902**.
Peter, K. *Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. IV u. V: Die Extremitätenleiste der Amnioten etc. Archiv mikr. Anat. Bd. LXI. Bonn* **1902**.

Petri, K. R. *Die Copulationsorgane der Plagiostomen. Inaug.-Diss. Leipzig* **1877.** *(Auch Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXX.)*
Punnett, R. C. *On the formation of the pelvic plexus, with especial reference to the nervous collector in the genus Mustelus. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. CXVII. London* **1900.** *(Auch Zool. Anz. Bd. XXIII. Leipzig 1900).*
— *On the composition and variations of the pelvic plexus in Acanthias vulgaris. Proc. R. Soc. Bd. LXIX. London* **1901.**
Rabl, C. *Zur Entwickelung der Rippen und Extremitäten der Wirbeltiere. (Titelangabe. Ueber Inhalt s. Mollier 1894, p. 14.) Verh. Anat. Ges. Jena* **1891.**
— *Theorie des Mesoders (Fortsetzung). Morph. Jahrb. Bd. XXIX. Leipzig* **1893.**
— *Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXX. Leipzig* **1901.**
Rathke H. *Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Tiere. Teil II. Leipzig* **1833.** *(Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Blennius viviparus oder des Schleimfisches.)*
v. Rautenfeld, E. *Morphologische Untersuchungen über das Skelett der hinteren Gliedmaſsen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat* **1882.**
Ruge, E. *Die Entwickelungsgeschichte des Skelettes der vorderen Extremität von Spinax niger. Morph. Jahrb. Bd. XXX. Leipzig* **1902.**
Salensky, W. *Entwickelung des Sterlets (Acipenser ruthenus). Verh. naturf. Ges. Kasan* **1878—1879.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Ichthyopterygiums. Proc. 4. Internat. Kongr. Zool. Cambridge 1898. London* **1899.**
— *Sur le dévéloppément de l'ichthioptérygie des poissons ganoides et dipnoides. Extr. de l'Ann. Mus. Zool. Ac. imp. St. Pétersbourg. T. III.* **1898*.** *(Russisch.)*
Semon, R. *Weitere Beiträge zur Physiologie der Dipnoerflossen auf Grund neuer, von Mr. Arthur Thomson an gefangenen Exemplaren von Ceratodus angestellten Beobachtungen. Zool. Anz. Bd. XXII. Leipzig* **1899.**
'Swirski, G. *Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skelettes der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Diss. Dorpat* **1880.**
Thacher, J. K. *Ventral fins of Ganoids. Transact. Conn. Acad. Vol. IV. New Haven* **1878.**
Thompson, d'A. W. *On the structure of the pelvic girdle and its bearing on the Classification of Vertebrata. (Manuskript, Auszüge public. von Wiedersheim,* **1892,** *p. 25 etc.)*
Waite, F. C. *Variations in the brachial and lumbo-sacral plexi (!) of Necturus maculosus Rafinesque. Bull. Mus. Comp. Zool. Havard. Bd. XXXI. Cambridge (Mass.)* **1897.**
Wiedersheim, R. *Zur Gegenbaur'schen Hypothese über die Entstehung des Extremitätengürtels. Vortrag. Mediz. Ref. Club. Freiburg* **1879.**
— *Ueber das Becken der Fische. Morph. Jahrb. Bd. VII. Leipzig* **1871.**
— *Zur Urgeschichte des Beckens. Ber. naturf. Ges. Freiburg* **1888.**
— *Ueber die Entwickelung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889** *u. Bd. V.* **1890.**
— *Das Gliedmaſsenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen. Amphibien und Reptilien. Jena* **1892.** *(Mit Atlas.)*
Ziegler, H. E. *Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv mikr. Anat. Bd. XXXII. Bonn* **1888.**

II. Die paarigen Extremitäten der tetrapoden Wirbeltiere.

1. Die äußere Form der Gliedmaßenanlagen und die histogenetischen Frühstadien der Differenzierung.

a. Die Formentfaltung.

Die pentadaktylen Extremitäten entstehen bei den verschiedenen Klassen als Formen, welche beträchtlich voneinander abweichen. Bei Amphibien bilden sich anfänglich warzenförmige Höckerchen, bei den Amnioten dagegen ausgedehnte Längsleisten zu Seiten des Körpers. Bei ersteren findet infolgedessen eine andauernd progressive Entfaltung mit fortschreitender Entwickelung statt, bei letzteren dagegen zunächst eine relative Einschränkung auf den dem späteren Extremitätenstiel entsprechenden Umfang. Die späteren Prozesse, die

Bildung der schaufelförmigen Endplatte und des Extremitätenstieles, besitzen bei allen Pentadaktyliern eine große Aehnlichkeit. Die Entstehung der Finger (Zehen) weist dagegen mannigfache Differenzen in der Art und Reihenfolge der Entwickelung auf.

Im allgemeinen wird die vordere Extremität ein wenig früher als die hintere angelegt; sie behält auch diesen Vorsprung während der späteren Ausgestaltung.

Im einzelnen ist folgendes beobachtet worden:

Amphibien. Beim Triton (Fig. 216) entsteht zuerst ein kleines, rundliches Höckerchen, dessen Durchmesser an der Basis anfänglich kaum die Länge eines einzigen Ursegmentes überschreitet. Später wächst das Höckerchen zu einem kurzen Stummel aus und gleichzeitig verlängert sich die Basis ein wenig in der Horizontalebene, in welcher sie liegt, ohne aber die Länge eines Ursegmentes beträchtlich zu überschreiten.

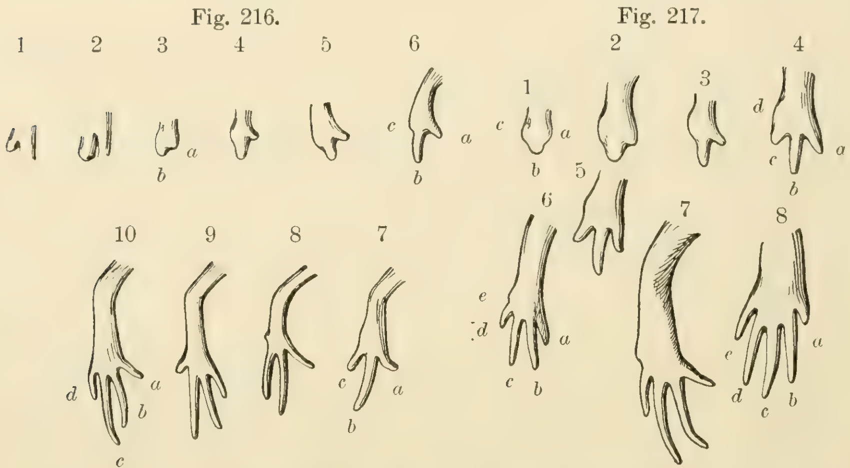


Fig. 216. 10 Stadien der Entwickelung der vorderen Gliedmaße bei Triton taeniatus. Nach Strasser.

Fig. 217. 8 Stadien der Entwickelung der hinteren Gliedmaße bei Triton taeniatus. Nach Strasser.

Nun sprossen am Ende desselben zwei Knötchen, *a* und *b*, hervor, von welchen das ulnar liegende *b* etwas größer ist als das radiale *a*. Es folgen in späteren Stadien noch zwei Knötchen, *c* und *d*, welche ulnarwärts von den beiden primären inzwischen vergrößerten Knötchen successive aus einer Anschwellung, dem „Randhöcker", hervorsprossen. Bei der vorderen Extremität ist damit die für Urodelen endgültige Zahl von Fingern (4) erreicht. Bei der Fußanlage (Fig. 217) entstehen im ganzen 5 Sprossen (*a*—*e*). Hier erfolgt die Anlage der ersten Zehe (*a*) und des Randhöckers, welche bei der vorderen Extremität zeitlich differieren, synchron [1]).

1) Die Sprossung der Extremitäten und Finger schildern im wesentlichen übereinstimmend bei Triton Rusconi (A. L. III[7]), Götte 1879, Strasser 1879, Rabl 1901 (III[5], p. 195); bei Amblystoma Hoy 1871; bei Necturus Baur 1891, Rabl 1901 l. c. — Während nach Strasser die Spitze des ursprünglichen Höckers zur Zehe *b* wird und *a* etwas später als *b* aussproßt, bilden sich nach Rabl die Zehen *a* und *b*

Bei Perennibranchiaten ist von Proteus anguineus (ZELLER 1889 (L. I 6, p. 176), WIEDERSHEIM 1890 (A. L. III 7) bekannt, daß die Entwickelung der äußeren Form ähnlich verläuft wie bei Salamandrinen. Doch bilden sich an der Hand zunächst nur 2 Fingeranlagen. Bei ausgeschlüpften Larven wurde neben dem kleineren ulnaren Zipfel noch ein dritter gefunden. Beim Fuß bleibt es bei den beiden primären Anlagen; eine dritte fehlt. Messungen über das Verhältnis der Breite der vorderen Extremität von Proteus im Vergleich zum Dickendurchmesser der Larve in den entsprechenden Stadien (FÜRBRINGER 1902, III 5, p. 234) ergaben, daß mit zunehmender Entwickelung eine Einengung

---

aus dem ursprünglichen Stummel durch Spaltung, nur Zehe *c* und *d* sprossen aus. Es erhebt sich sofort die Frage, ob bei den Fingeranlagen der vorderen Extremität diejenige, welche beim Fuß als letzte sich anlegt, *e*, ausbleibt (also der 5. Finger) oder ob eine der 4 radialen Fingeranlagen ausgelassen oder übersprungen wird? Von der letzteren Möglichkeit erscheint ein Ausfall innerhalb der Reihe (z. B.. von PERRIN 1896 für den 4. Finger als Möglichkeit behauptet) deshalb a priori als sehr unwahrscheinlich, weil die Fingeranlagen ohne erkennbare Störung des Gleichmaßes in der Succession aufeinanderfolgen und weil auch sonst im Bau der Extremitäten keine Anzeichen eines deutlichen Ausfalles zu entdecken sind. Bezüglich der beiden übrig bleibenden Möglichkeiten (Existenz des 1., 2., 3., 4. oder des 2. 3., 4., 5. Fingers) sind die Ansichten der Autoren sehr geteilt. Da die Beweisgründe für die eine oder andere Auffassung meistens den Skelettverhältnissen entnommen sind, ist dort dieses Problem zu behandeln. Hier sei nur hervorgehoben, daß die Ontogenie der äußeren Form keinen Aufschluß über die schwierige Frage giebt. Denn es ist kein äußeres Kennzeichen der einzelnen Finger bekannt, welches konstant genug wäre, um für uns dieselben Finger für Finger zu markieren. MEHNERT (1897, p. 56) freilich ist der Ansicht, daß das spätere Aussprossen der Finger *c* und *d* ein Zeichen von Reduktion sei und schließt daraus, daß *c* rückgebildeter als *a* und *b*, *d* noch abortiver als *c*, schließlich daß *e*, also der 5. Finger, gänzlich verschwunden sei. Doch ist dieser Schluß keineswegs zwingend, da einmal das successive Aussprossen nicht als Reduktionserscheinung erwiesen, ferner das Auftreten von Reduktionen nicht notwendig auf einer Seite der Hand lokalisiert ist. Es sei auf die Thatsache hingewiesen, daß bei manchen Säugern, bei welchen nachweislich der 1. Finger abortiv geworden ist, auch ontogenetisch ein komplettes Ausbleiben der Anlage desselben konstatiert wurde (z. B. beim Schaf). Die äußere Formentwickelung bestätigt also bei Urodelen nur den Mangel eines 5., der fertigen Form fehlenden Fingers, nicht denjenigen eines bestimmten (etwa das Fehlen des 5. Fingers).

Eine weitere Streitfrage ist die, ob ein 5. Finger deshalb nicht angelegt wird, weil bei den Vorfahren keiner bestand oder ob es sich um den sekundären Fortfall eines phylogenetisch einst vorhandenen Fingers handelt. Auch hier sind die Argumente wesentlich den Skelettverhältnissen entlehnt und werden später besprochen werden. Bei regenerierenden Gliedmaßen von Urodelen (Salamandra und Triton), die im allgemeinen dieselben Entwickelungsvorgänge der äußeren Form darbieten wie die normale Ontogenese (FRAISSE 1885, Taf. II, Fig. 13, 14), sind jedoch manchmal 5 Finger statt 4 auch bei der vorderen Extremität beobachtet worden. Aeltere Angaben darüber (PLATTERETTI, J. FR. MECKEL, DARWIN) wurden neuerdings durch eine Beobachtung von BARFURTH (1900) bei Triton taeniatus vermehrt und als Atavismus gedeutet. (Falls es sich nicht doch um eine Mißbildung wie sie bei Vermehrung der gewöhnlichen Zehenzahl beim Schwein, Pferd etc. beobachtet wurde, handeln sollte, würde eine genaue Analyse des Skelettes solcher Mißbildungen am ehesten erkennen lassen, ob der überzählige Finger der 1. oder 5. in der Reihe ist und dieses Problem der Lösung näher bringen.) 5 Finger haben auch die fossilen Ueberreste mancher kleiner und besonders primitiver Stegocephalen (Lepospondylii, JÄKEL 1896), während die meisten Stegocephalen bereits 4-fingrig waren. Es ist deshalb kaum zweifelhaft, daß die 4-fingrige Form auf nachträglicher Reduktion beruht, zumal auch beim Fuß der Urodelen der Verlust einer Zehe vorkommt, und gelegentlich bei der Hand und beim Fuß stärkere Reduktionen bis zum völligen Schwund führen [s. besonders M. FÜRBRINGER 1902 (III 5, p. 234); BAUR 1888 und RABL 1901 (III 5, p. 235) halten dagegen das successive Aussprossen der Finger und den Mangel eines 5. Fingers an der Urodelenhand in der Ontogenese für den Beweis, daß hier primäre Oligodaktylie bestehe.]

der Extremitätenanlage (von 27 Proz. auf 16 Proz. des Dickendurchmessers) stattfindet. Es ist dies ein Ausdruck für die Reduktion, welche aus einer anfänglich voluminösen Anlage eine relativ kleine fertige Extremität hervorgehen läßt (s. Anm. 1, p. 236).

Bei Cöciliern, welche im ausgebildeten Zustand bekanntlich fußlos sind, legen sich in der Entwickelung noch vordere Extremitäten als kleine Verdickungen an der typischen Stelle an, um bald zu verschwinden. (Hypogeophis, Brauer 1899, A. L. III[7]). Ein wenig nach dem Auftreten der vorderen Gliedmaßen und während letztere noch bestehen, entwickeln sich auch hintere Extremitäten als Verdickungen, welche bei Hypogeopsis kurze Zeit (Brauer l. c.), bei Ichthyophis dagegen länger bestehen und im letzteren Fall zu ziemlich großen Höckerchen auswachsen (P. und F. Sarasin [A. L. III[7]]. Schließlich gehen auch sie spurlos verloren. Durch die Ontogenie erweist sich also hier dies Fehlen als komplette Reduktion (s. Anm. 1, p. 236).

Die Entwickelung der Gliedmaßen bei den Anuren unterscheidet sich zunächst von allen bisher besprochenen Prozessen durch das zeitliche Verhalten zwischen Auftreten der vorderen und hinteren Extremitäten. Es hat sich zwar nicht die umgekehrte Folge im Vergleich zu Urodelen bestätigt (hintere Extremität zuerst, vordere Extremität zuletzt, wie manche Autoren, so Wiedersheim 1892 [III[5], p. 235] und Mehnert 1897 angaben), aber die vordere Extremität ist doch der hinteren nicht voraus; beide entstehen synchron (außer älteren Angaben bei v. Baer und Rathke siehe besonders Jordan 1888, Lignitz 1897). Die vordere Extremität entwickelt sich außerdem bei den meisten Anuren innerhalb der Kiemenhöhle, wo sie neben der Vorniere liegt. Sie beginnt dort zu prominieren, wenn die Kiemendeckelbildung bereits abgeschlossen ist (bei Larven von Dactylethra ist sie dagegen nicht unter dem Kiemendeckel versteckt) und bricht bei Rana erst durch den Kiemendeckel hindurch, wenn die einzelnen Teile der Extremität (Hand, Unter- und Oberarm) fertig differenziert sind. Es wird dabei die Stelle des Kiemendeckels resorbiert, an welcher die Extremität zuerst sichtbar wird. (Ich folge darin Rösel vom Rosenhof [A. L. I], Steinheim 1820, Barfurth 1887, Jordan 1888, Wiedersheim [L. III[5], p. 235], Lignitz 1897 und eigenen Beobachtungen; andere Autoren geben an, daß die Extremität durch Häutung der Larve sichtbar werde: v. Baer, Balfour, Claus, C. K. Hoffmann.)

Die weiteren Vorgänge vollziehen sich als Sprossungen wie bei Urodelen. Jedoch wächst die Spitze des Stummelchens hier zu Finger *c* aus (Dugès 1834). Der Vorsprung in der Entwickelung bleibt diesem Finger auch weiterhin gewahrt. Er erhält zuerst von allen Pigmenteinlagerungen, die Cutis wird bei ihm zuerst mehrschichtig, auch treten bei ihm die ersten Gefäßanlagen auf und er ist stets der längste unter den Fingeranlagen (Fig. 218). Eine bauchige Vorwölbung, welche die radiale Seite der meißelartig verbreiteten Endpartie des Stummels schon in Stadium 1 einnimmt, entwickelt sich später zu den Fingern *a* und *b*. Finger *d* entsteht aus einer Vorwölbung am ulnaren Rand. Beim Fuß folgt noch ein 5. Finger (*e*) auf diesen. Ueber die genaue Reihenfolge existieren jedoch nicht so eingehende Beobachtungen wie bei Urodelen. Nur so viel steht fest, daß dieselbe von der bei letzteren beobachteten Succession namentlich durch Bevorzugung von Finger *c* anstatt *a* und *b* sehr auffällig abweicht. Da bei der Skelettentwickelung die Reihenfolge der Ausbildung von Metacarpus und Phalangen bei Anuren noch stärker zu Gunsten der ulnaren Seite der Extremität verschoben ist, so ist stets

dieser Differenz zwischen Urodelen (zeitliche Prävalenz radial gelegener Teile) gegenüber Anuren (zeitliche Prävalenz ulnar gelegener Teile) bei Hand und Fuß Bedeutung beigemessen worden. (Auch wird der Beginn der Fingerbildung bei Anuren nicht als reine Sprossung be-

Fig. 218.

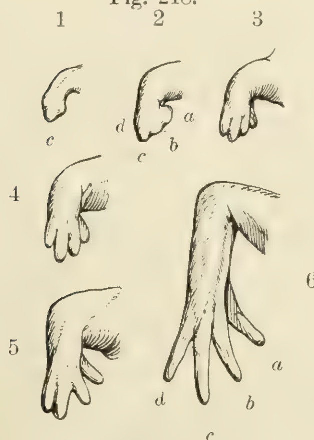


Fig. 219.

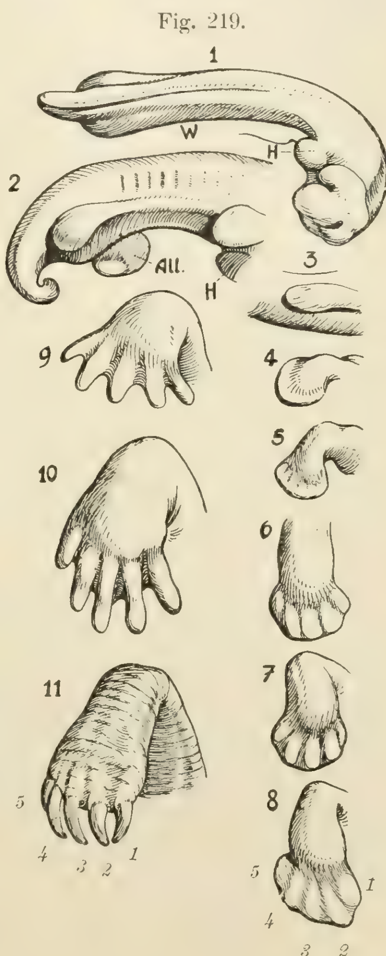


Fig. 218. 6 Stadien der Entwickelung der vorderen Extremität bei Rana esculenta. Nach JORDAN.

Fig. 219. Stadien der Entwickelung der vorderen Extremität von Emys lutaria taurica. *H* Herz. *All* Allantois. Nach MEHNERT.

schrieben. Es sollen vielmehr Furchen zuerst von der Ober-, dann von der Unterseite in die abgeplattete distale Partie des Stummels einschneiden und schließlich die Fingeranlagen voneinander trennen. Es erinnert dies an den Vorgang, der bei Amnioten die Regel ist.)

In der vorstehenden Schilderung folgte ich im wesentlichen JORDAN 1888. Auch MEHNERT 1897 und C. RABL 1903 geben einige Daten.

Amnioten[1]). Gegenüber den Amphibien besteht bei allen Amnioten das Gemeinsame in der Entwickelung der Gliedmaßen, daß von Anfang an eine größere Entfaltung in der Horizontalen beobachtet wird. Die Form der Extremitäten ist infolgedessen mehr scheibenförmig; eine Dorsal- und Ventralseite ist gleich beim ersten Auftreten der Anlagen besonders ausgeprägt. Dabei entstehen die vorderen und hinteren Gliedmaßen auf einer manchmal sehr deutlichen Längsleiste, der WOLFF'schen

1) Fast in allen Extremitätenarbeiten über Amnioten finden sich naturgemäß Angaben über die äußere Formentwickelung. Besonders eingehend beschäftigen sich von neueren Autoren mit derselben MEHNERT 1898, BARDEEN und LEWIS 1901, Voeltzkow 1902, 1903, PETER 1903.

Leiste[1]), welche, vom Branchialfeld ausgehend, längs der ganzen Seitenwand des Körpers bis zum Ende des Bauches jederseits verläuft (Fig. 219, *1 W*), später aber zwischen den beiden Gliedmaßen verschwindet. Aus der anfangs leistenförmigen Erhebung der Extremität wird bald ein platter Zapfen („palette“ der französischen Autoren) mit kolbenförmig angeschwollenem Ende. Letzteres wandelt sich in ein scheibenförmiges Plättchen um (Fig. 219, *4*), dessen äußerer Rand von einer nur aus Ektoderm gebildeten Falte umsäumt wird (Ektodermkappe v. Kölliker [Fig. 221a, p. 248]). So hebt sich die Anlage der Hand resp. des Fußes zuerst aus dem anfangs einheitlichen Gebilde ab. Sie ist manchmal ein wenig gegen den Stiel abgeknickt (Fig. 221b). Etwas später beginntin dem Stiel, welcher die Handscheibe trägt, eine zweite Knickung sich auszubilden, welche mit dem stärkeren Längenwachstum des Stieles deutlicher wird (Fig. 219, *5*, *7* u. *8*; Fig. 221c) und jetzt als Ellenbogen- (resp. Knie-)beuge die äußerliche Abgrenzung von Ober- und Unterarm (resp. Schenkel) gegeneinander ermöglicht. In der Handscheibe machen sich bald nach deren Auftreten Einkerbungen bemerkbar (Fig. 219, *6*), nachdem bereits etwas früher in ihr bei durchfallendem Licht die Anlagen des Fingerskelettes als isolierte Säulen sichtbar geworden sind Beim Menschen speciell entstehen diese Einkerbungen zuerst auf der dorsalen Fläche der Scheibe, dann am freien Rande selbst. Endlich wachsen aus dem Rand der Handplatte die einzelnen Finger aus. Dabei ist eine besondere Reihenfolge in der Sonderung und Entwickelung der einzelnen Finger bei Amnioten nicht vorhanden, alle entfalten sich synchron[2]). Wenn dagegen im ausgebildeten Zustand weniger als

---

1) C. E. v. Baer (1837, A. L. I) beschreibt die Wolff'sche Leiste beim Hühnchen als einheitliche Grundlage, auf welcher am 3. Brüttag die vordere und hintere Extremität entstehen und durch welche beide zusammenhängen. Er sagt (p. 100): „Wir bemerkten auch, daß nachdem man eine ganz kurze Zeit hindurch auf jeder Seite einen Wulst in der ganzen Länge des Rumpfes beobachtet hat, jeder Wulst sich in zwei getrennte Leisten, eine vordere und eine hintere, sammelt, indem die Mitte undeutlich wird.“ Von den Säugern sagt v. Baer, daß bei ihnen ebenfalls eine lange allgemeine Leiste als Basis für die Entwickelung der Extremitäten bestehe und daß die Extremitäten in früher Zeit denen der Vögel völlig gleich seien (p. 209). Diese Beobachtung hat fast allgemein Bestätigung gefunden. Insbesondere hat Mehnert 1897, p. 9 bei Reptilien (Emys taurica) eine keineswegs nur kurz vorübergehende, sondern mehrere Tage hindurch in der Entwickelung bestehende einheitliche Wolff'sche Leiste beobachtet. Sie wächst in den ersten Tagen nach ihrem Auftauchen progressiv zu einer relativ breiten Platte aus (Fig. 219, *1 W*), in welcher die Gliedmaßen an zwei Stellen als diffuse Anschwellungen entstehen. Später bildet sich dann die Zwischenstrecke zurück. — Voeltzkow (1902, 1903) findet bei Reptilien (Crocodilus, Chelone) keine derartige Leiste.

2) Ob die Finger (Zehen) aus dem Rand der Extremitätenplatte durch die Einkerbungen ausgeschnitten werden oder ob sie durch Sprossung aus demselben ganz oder teilweise hervorwachsen, hat man dadurch festzustellen versucht, daß man prüfte, welche Teile des Fingerskelettes sich etwa in der Platte selbst bilden. v. Baer (1828, A. L. I) kam beim Hühnchen zu der Ansicht, daß die Fingeranlagen in toto in der einheitlichen Endplatte der Extremitäten vorhanden seien. Da die Endplatte allen Amnioten gleichmäßig zukommt, wurde daraus der Schluß gezogen, daß sich die Finger bei allen wie beim Hühnchen entwickeln (Chr. Vogt 1884, Thilenius 1897, Leboucq 1899). W. Nagel (1878) Retterer (1874, 1885, 1902), Hagen (1900) finden dagegen bei Säugern nur Metacarpus-(tarsus-)Anlagen und Basalphalangen innerhalb der Platte selbst entwickelt. Daraus, daß die folgenden Phalangen (2., 3.) erst in den freien Zehen entstehen, zieht Retterer den Schluß, daß diese selbständig hervorsprossen und steht so im Gegensatz zu der allgemein geltenden Vorstellung. Das Problem, welches hier vorliegt, ist anzuerkennen, aber die bisher zur Lösung verwendeten Mittel sind unzulänglich, da selbst die Befunde der letzterwähnten Autoren die Ansicht v. Baer's nicht aufheben. — Nach Rabl (1904) entwickeln sich bei Reptilien nicht alle Fingeranlagen synchron; diejenige des 4. Fingers geht vielmehr den übrigen voran.

5 Finger vorhanden sind, so kann in der frühesten Entwickelung noch eine äußere Anlage für einige derselben sich finden. Dieselbe kann im ersten Entstehen völlig ähnlich den später komplett auswachsenden Anlagen sein oder wird von Anfang an reduziert gefunden (sie ist kleiner als die übrigen, tritt später auf und verschwindet bald wieder ganz). Häufiger sind die Fälle, wo überhaupt keine äußere Anlage solcher Finger mehr gesehen wird.

Unter den reduzierten Extremitäten liefern die Vögel (besonders der afrikanische Strauß) das beste Beispiel für den abgeänderten Typus der Entwickelung (Mehnert 1897). Beim Fuß legen sich noch 3 Zehenanlagen synchron an (Fig. 220, 1 *a, b, c*), doch bleibt Zehenanlage *c* bald zurück und verkümmert endlich völlig. Der ausgebildete Lauf hat nur 2 Zehen. Bei der Flügelanlage des Straußes kommt ebenfalls ein Höcker mehr zur Anlage, als die Zahl der späteren fertigen Finger beträgt. Nachdem sich nämlich dort die Höcker *a*, *b* und *c* entwickelt haben, entsteht etwas später noch ein ulnar gelegenes Höckerchen (*d*), welches später wieder verschwindet. Obgleich in der Skelettentwickelung noch Reste des 5. Fingers sich bilden, also kein Zweifel sein kann, daß er einst vorhanden war, ist auch in den frühesten Stadien äußerlich von einer solchen Anlage nichts zu bemerken. Aehnliches ist bei Säugern mit reduzierten Extremitäten beobachtet. Je nach der späteren Form des Fußes legen sich die Finger- und Zehenanlagen in ihrer Zahl und Lage komplett oder abweichend vom Primitivstadium an, befinden sich in einer Ebene oder in einer gebogenen Platte oder schließlich hintereinander gestellt (Retterer 1902).

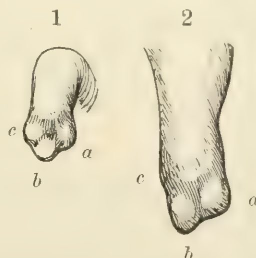


Fig. 220. Zwei Stadien aus der Entwickelung des Fußes von Struthio camelus. Nach Mehnert.

Gänzlich rudimentäre Extremitäten legen sich bei Amnioten manchmal noch als kleine Höckerchen an. So ist bei der extremitätenlosen Auguis fragilis von Born (1883, I [6], p. 174) noch eine niedrige Platte als Anlage einer vorderen Extremität gefunden worden. Dieselbe entwickelt sich ein wenig weiter, verschwindet aber schnell völlig (I [6], Fig. 32 *d, e, f,* p. 88). Die bei erwachsenen Cetaceen und Sirenen fehlende Hintergliedmaße ist wenigstens in jungen Entwickelungsstadien bei ersteren noch nachgewiesen worden (Guldberg 1894 A. L. 10, 1894*, 1899 [1]), I [3], p. 174).

Bei Fledermäusen bilden sich die Extremitäten wie gewöhnlich als lappenförmige Anlagen. Nach diesem freien Stadium entsteht nachträglich eine Hautfalte, welche die vordere und hintere Extremität verbindet und später die Flughaut bildet. Sie ist am ulnaren Rand der vorderen und tibialen Rand der hinteren Extremität befestigt. Zuletzt geraten auch Hand- und Fußplatte, die anfänglich noch frei bleiben, in die Anlage der Flughaut hinein und zwar die erstere komplet, die letztere partiell (Leboucq 1899).

b) Histiogenese der pentadaktylen Extremitäten beim ersten Entstehen.

Die Reihenfolge, in welcher Ekto- und Mesoderm in die Extremitätenbildung eintreten, scheint nach den Angaben der Autoren eine

1) Entgegen der älteren Auffassung von Ryder (1887) und den Beschreibungen und Einwendungen von Kükenthal 1893 A. L. 10, 1895).

wechselnde zu sein. Bei Amphibien bildet sich nach Wiedersheim (1892, p. 88 III[5], p. 235) zuerst eine Ektodermverdickung, welcher dann eine Wucherung des Mesoderms nachfolgt. Bei Amnioten (Lacerta nach Mollier 1894, 1895) geht das Mesoderm voran, die Ektodermverdickung folgt später. Letztere verhält sich ganz ähnlich wie bei den Pterygia.

Peter (1902) hat neuerdings bei Eidechsenembryonen Bilder der vom Ektoderm gebildeten Scheitelleiste gegeben, welche denen bei niederen Fischen (Fig. 193 *L*, p. 207) zum Verwechseln ähnlich sehen. Beim Hühnchen fand er Aehnliches, bei Säugern bildet sich dagegen keine eigentliche Falte, vielmehr eine diffuse Verdickung des ihr entsprechenden Epithelbezirkes. Der große Unterschied in der weiteren Entwickelung gegenüber der gleichen Bildung bei den Fischen beruht darin, daß bei Amnioten nie Mesoderm in die Ektodermleiste eindringt und daher bei der späteren Reduktion ein völliger Verlust des Gebildes eintritt, während bei Fischen derjenige Teil, in welchen das Mesoderm einwuchert, bekanntlich in die Gliedmaße aufgenommen wird und an ihrem Aufbau teilnimmt.

Die histiogenetischen Prozesse bestehen in Wucherungen, welche durch Zellvermehrungen in der Somatopleura und dem sie bedeckenden Ektoderm hervorgerufen werden. Auf diese Weise werden die Verdickungen erzeugt, welche äußerlich sichtbar werden und oben beschrieben wurden. Aber auch außerhalb der Grenzen der makroskopisch sichtbaren Formveränderungen, welche zur Extremitätenbildung offensichtlich gehören, sind manchmal noch Fortsetzungen derselben histiogenetischen Prozesse zu erkennen, welche innerhalb dieser Grenzen die Gliedmaßenbildung einleiten. Nur bilden sich diese Differenzierungen später zurück[1]).

Bei Amnioten besteht kein Zweifel, daß eine Ausdehnung der Anlage über weite Strecken stattfindet. Besonders genau ist bei Lacerta durch Mollier (1894, 1895) beschrieben worden, daß die Mesoderm- und nachfolgende Ektodermverdickung über die ersten 8 Rumpfsegmente, den Rayon der vorderen Extremität, hinaus sich deutlich kaudalwärts über fast alle vorhandenen Urwirbel verfolgen läßt. Ehe sie die Stelle, an welcher sich die hintere Extremität bildet, erreicht, ist allerdings der Zusammenhang mit der vorderen Extremität wieder durch Reduktion verschwunden. Bei Betrachtung eines einzelnen Entwickelungsstadiums ist also nie eine kontinuierliche Verbindung der beiden Extremitätenanlagen durch die Differenzierungen in der Zwischenstrecke zu beobachten, wohl ist aber eine solche vorhanden, wenn man den Entwickelungsgang als Ganzes ins Auge faßt.

---

1) Manche dieser Angaben sind unsicher. So beschreibt Wiedersheim (1892, l. c. p. 88—188) bei Urodelen eine Epidermisleiste (Embryonen von Triton und Salamandra), welche horizontal liege und als sehr schmale lineare Zone über das Gebiet der vorderen Extremität kaudalwärts, ebenso über das der hinteren Gliedmaße kranialwärts hinausreiche. Eine gegenseitige Berührung beider sah er nicht, vermißte auch bei Anuren diese Bildungen in der Zwischenstrecke zwischen den Extremitäten gänzlich. Während Wiedersheim andererseits betont, daß die Mesodermverdickung zapfenförmig sei, sieht Field (1894), ebenfalls bei Amphibien, seitens der Somatopleurawucherung ein Ueberschreiten der von der Extremitätenanlage selbst innegehaltenen Grenzen. Dagegen sagt dieser Autor nichts von der ausgedehnten Epithelleiste, die Wiedersheim sah. Rabl (1895, 1901) betont, daß die Anlage der Extremität bei Triton sich nur über eine Ursegmentlänge erstrecke, und daß hier die Beteiligung anderer Segmente an der ersten Entstehung der Gliedmaße auszuschließen sei.

c) Das Problem der Beziehungen der äußeren Formgestaltung bei den Tetrapoden zu derjenigen bei den tetrapterygialen Wirbeltieren.

v. BAER, welcher die Anlage der tetrapoden Extremitäten bei Amnioten auf einer einheitlichen Grundlage, der WOLFF'schen Leiste, zuerst genauer studierte (s. o. p. 240), suchte nach einem ähnlichen Prozeß bei Fischen, weil er in dem Vorgang etwas allgemein Giltiges zu erblicken glaubte. Aber er fand bei den paarigen Flossen nichts dergleichen. THACHER (1877 III[5], p. 235) und MIVART (1879 III[5], p. 234), welche von den Fischen ausgingen und bei diesen auf Grund theoretischer Annahmen eine einheitliche Anlage für beide Flossen postulierten, sahen in der WOLFF'schen Leiste der Amnioten deren Homologon. BALFOUR schließlich fand zwar die kontinuierliche Seitenfalte bei Torpedo (p. 198), war aber zurückhaltend gegenüber den Homologisierungsversuchen THACHER's und MIVART's. So schwanken die Ansichten über die Vergleichsobjekte und -berechtigungen hin und her[1]).

Bei einer Anlage wie der WOLFF'schen Leiste, die aus indifferentem Gewebe besteht, solange sie überhaupt existiert, kann die Lokalisation der Extremitäten innerhalb derselben eine Folge ursprünglich genetischer Beziehungen sein, es muß aber ein solcher Zusammenhang nicht postuliert werden. In der That hat man in der WOLFF'schen Leiste auch eine Anlage erblickt, welche am Aufbau anderer Teile des Körpers, z. B. bei Homo an der Ausbildung der Bauchwand, noch jetzt beteiligt sei (BARDEEN and LEWIS 1901). Wenn nun die Leiste zu früh verschwindet, als daß bisher mit unseren Methoden hätte sichergestellt werden können, welche Fähigkeiten in dem Material derselben vorhanden sind, so sind wir zur Entscheidung der Frage, was sie in früheren phylogenetischen Zuständen hervorzubringen vermochte, auf zwei Auskunftsmöglichkeiten angewiesen. Wir fragen 1) Existieren Tiere, welche eine ausgebildete Seitenfalte haben? Es könnte auf diese die WOLFF'sche Leiste eventuell als Rudiment bezogen werden. Und 2) Ist bei primitiveren Tierformen als den Amnioten ein stärkeres oder schwächeres Auftreten der Leiste in der Ontogenie als bei Amnioten zu beobachten? Im ersteren Fall wäre ein größeres, im letzteren ein geringeres phyletisches Alter derselben zu folgern.

Daß wir keine Tiere mit Seitenfalten kennen, ist ausführlich bei den paarigen Flossen der Fische erörtert worden (p. 199). Es fehlt also der Atavus, auf welchen die WOLFF'sche Leiste als Extremitätenrudiment zu beziehen wäre. In der Ontogenie niederer Formen ist außerdem gerade bei den primitivsten Tetrapoden, den Amphibien, eine ausgebildete Leiste nicht vorhanden, ja die Leiste fehlt nach den zuverlässigeren Angaben bei ihnen völlig; bei Fischen ist nur bei Torpedo eine Leiste gefunden, so daß man unvermittelt die Amnioten an die Torpediniden zu reihen hätte, wenn nicht selbst dies durch den rein sekundären Charakter der Kontinuität bei Torpedo

1) Von den neueren Autoren, welche auf dem Boden der BALFOUR'schen Seitenfaltenhypothese stehen, haben sich nur wenige bestimmt für die Homologie der WOLFF'schen Leiste mit einer primitiven hypothetischen Lateralfalte erklärt: FRAISSE 1885, MEHNERT 1897 (letzterer nennt dieselbe direkt „Extremitätenleiste"). Die meisten Autoren halten mit ihrer Ansicht zurück oder betonen, wie MOLLIER (1897, III[5], p. 234) ausdrücklich, daß Schlüsse bezüglich der Homologisierung nicht gezogen werden könnten.

von vornherein unmöglich wäre [1]). Selbstverständlich ist dadurch nur die Unzulänglichkeit der bisherigen Erklärungsversuche der Wolff-schen Leiste als Extremitätenrudiment hervorgehoben. Für eine sichere positive Deutung fehlt noch das Material [2]).

Vergleichen wir jedoch die Extremitätenanlagen der Tetrapoden als solche (ohne Beachtung der Wolff'schen Leiste, auf welcher sie bei Amnioten entstehen) mit den Flossenanlagen der Fische, so besteht zwar ein mannigfacher Wechsel im einzelnen, der aber doch nicht die auffallende allgemeine Uebereinstimmung zwischen beiderlei Bildungen verdecken kann. Die Ontogenie zeigt bei Tetrapoden keine anderen Schwankungen in der Frühanlage der Form als solche, welche auch bei Fischen vorkommen. Warzenförmige Anlagen wie bei Amphibien sind auch bei Dipnoern beobachtet. Extremitäten mit langausgedehnter Basis kommen in gleicher Weise den Amnioten und Squaliden zu. Die Ektodermleiste auf der lateralen Kante der Gliedmaßenanlage ist tetrapterygialen und -poden Gliedmaßenanlagen gemeinsam und bei Amnioten, bei denen sie keine Verwendung beim Aufbau der Extremität findet, nur als Ueberrest früherer Zustände verständlich, bei denen sie, nämlich bei Fischen, noch mit bei der Bildung der Gliedmaße beteiligt ist (Peter 1902). Auch die frühe Ausbildung der Hand-(Fuß-)Platte bei Tetrapoden bewahrt der Frühanlage eine viel größere Aehnlichkeit mit der Fischflosse als dies in späteren Stadien, nachdem sich der Extremitätenstiel des Chiridiums herausgebildet hat, der Fall ist. Denn letzterer fehlt dem Pterygium. Endlich sind in den Anfängen der Entwickelung noch nicht die zahlreichen Stellungs- und Formveränderungen vorhanden, welche sich namentlich bei terrestren Gliedmaßen später einstellen (siehe auch nächster Abschnitt). Es ist die ontogenetische Entstehung von Höckern mit horizontal gestellter Basis und dorso-ventral orientierten Oberflächen allen Vertebraten gemeinsam (Huxley 1876 III [5], p. 234). Die Ontogenie der äußeren Form bei den paarigen Gliedmaßen dokumentiert also die Homologie der Pterygia und Chiridia.

Die kurzen warzenförmigen Höckerchen sind Frühstadien solcher Gliedmaßen, welche wie bei Amphibien in allen Bestandteilen sehr dürftig entwickelt sind. Es entsteht gerade bei Amphibien beispielsweise die Gliedmaßenmuskulatur aus einer geringeren Anzahl von Segmenten, als sich bei der rudimentärsten uns bekannten Form der Gliedmaßen bei Reptilien manchmal noch beteiligt finden [3]). Da die Muskulatur sich sehr früh bildet und auf die eine oder andere Weise ihr Material

---

1) Abortive Muskelanlagen oder Bildungen, die mit solchen nur entfernt verglichen werden können, fehlen in der Zwischenstrecke zwischen den beiden Gliedmaßen bei Amnioten. Gerade bei Erhaltung eines Rudimentes der „Extremitätenleiste" würde man jedoch nach allgemeinen Gesetzen eher das Vorhandensein von Muskelrudimenten erwarten müssen, als etwa bei Squaliden, wo keine Leiste im Zwischenflossenraum vorhanden ist und die dort befindlichen Abortivknospen doch als Ueberreste der einheitlichen Gliedmaßen gedeutet wurden. Auch darin bestehen unvereinbare Gegensätze zwischen den Verhältnissen bei niederen Fischen und Amnioten.

2) Mit großer Wahrscheinlichkeit ist die Wolff'sche Leiste als jüngere Bildung anzusehen. Da sie erst bei Tieren auftaucht, welche ein Amnion besitzen, und da sie mit der Anheftung desselben in Beziehung steht, ist vielleicht durch die Entwickelung dieses Gebildes aus Teilen der Bauchwand ihre Entstehung im Zusammenhang.

3) Bei Schlangen, welche noch Rudimente hinterer Extremitäten besitzen (Carlsson 1886).

aus ihrer Matrix, in der Rumpfwand, bezieht, so ist es nicht auffällig, daß die Eintrittspforte für dieselbe, nämlich die basale Verbindungsstelle der Extremität mit dem Rumpfe, bald eingeengt, bald erweitert angelegt wird, je nachdem mehr oder weniger segmentales Material in der Extremität Verwendung finden soll. Bei den niederen Fischen beruht die Länge der Extremitätenbasis auf denselben Korrelationen.

Die spätere Ausgestaltung der tetrapoden Gliedmaßen ist nur bei Berücksichtigung der inneren Organisation mit den Fischflossen in Vergleich zu stellen. Es wird bei Besprechung der Skelettverhältnisse darauf zurückzukommen sein.

2. Verschiebungen und Drehungen der Gliedmaßenanlagen im ganzen und einzelner Teile derselben.

Die metamere Position der Gliedmaßen längs des Rumpfes. Dieselbe ist bei den Tetrapoden wie auch bei den Fischen eine sehr verschiedene. Auch hier erhebt sich die Frage, ob in der Entwickelungsgeschichte ein Ortswechsel der Extremitäten zu beobachten sei und ob durch einen solchen die Extremitäten aus anfänglich identischen Stellungen phylogenetisch in die jetzt bei fertigen Tieren so verschiedenen Positionen allmählich einrückten, oder ob andererseits Unabhängigkeit der Extremitätenstellung von historischen Faktoren oder von den Bedingungen der speciellen Entwickelungsgeschichte zu konstatieren sei.

Es ist freilich nur wenig von Verschiebungserscheinungen an den frühesten Gesamtanlagen (Gliedmaßenhöcker und -leisten) bei Tetrapoden bekannt. Doch liegt dies, wie es scheint, daran, daß bisher wenig darauf geachtet wurde. Da, wo genaue Untersuchungen vorliegen, wie beispielsweise bei Lacerta (Mollier 1895, p. 466), ist die Verschiebung deutlich zu verfolgen.

Bei Lacerta liegt anfangs die stärkste Prominenz der Leiste[1]), welche später zur vorderen Extremität auswächst, über dem 6. Rumpfsegment. Sie fällt ein wenig kranialwärts vor die Mitte des serialen Muskelterritoriums der Gliedmaße. Denn das 4.—9. Segment steuert nur (an Stelle der vielen Segmente, über welche die Wolff'sche Leiste dahinzieht) zu der Muskularisierung des Extremitätenlappens bei. Doch hat das 4. Metamer meistens keine Extremitätenknospe mehr, und wenn sie ausnahmsweise vorkommt, ist sie rudimentär. Wenn die Nerven sichtbar werden, beschränken sich dieselben regelmäßig auf Aeste, welche dem 5.—9. Ursegment angehören, und zwar sind diejenigen aus dem 7.—9. Metamer die stärksten. Auch der 5. Rumpfnerv geht aus dem Plexus brachialis nachträglich noch durch Reduktion verloren. Ein Ast des 6. Nerven persistiert, aber als schwächster Ast von allen Plexusbestandteilen (v. Ihering 1877, M. Fürbringer 1901). Es hat sich also die Extremität zum Schluß ihrer Ausbildung soweit kaudalwärts verschoben, daß das 6. Metamer, in dessen Territorium anfänglich die stärkste Entwickelung beobachtet wurde und welches lange ungefähr die Mitte

1) Eine genaue Abgrenzung derselben ist wegen der Beziehungen zur Wolff'schen Leiste nicht zu geben. — Die Angaben Mollier's über die serialen Ziffern der Ursegmente habe ich auf die übliche Bezeichnungsweise beim fertigen Tier umgerechnet, um einheitliche und ohne weiteres vergleichbare Bezeichnungen zu erhalten. Ich lege dabei die Angabe von van Bemmelen (die Mollier bestätigt) zu Grunde, daß die Kopf-Rumpfgrenze zwischen 4. und 5. Urwirbel entsteht.

der Extremitätenanlage bildete, zum Schluß mit seinen Derivaten nur noch am vorderen Rand der Gliedmaße und am schwächsten von allen anderen beteiligten Segmenten vertreten ist.

Zahlreicher sind bereits Beobachtungen über die ontogenetischen Verschiebungen von Skelettanlagen. Am frühesten wurden dieselben am Becken konstatiert. Da letzteres bei Tetrapoden mit der Wirbelsäule verbunden ist, so besitzen wir hier gleichsam eine Skala in der metameren Gliederung des Achsenskelettes, welche die Verschiebung von Wirbel zu Wirbel abzulesen gestattet. E. Rosenberg (1875, p. 32) hat beim menschlichen Sacrum in der Ontogenie eine successive Aufnahme von lumbalen Wirbeln (mit kostalen Anhängen) am kranialen Ende und eine entsprechende Abgabe von Sakralwirbeln an das Os coccygis gradatim verfolgt. In der Umgestaltung dieses Teiles der Wirbelsäule liegt, da das Becken an ihm befestigt ist, die kranialwärts gerichtete Verschiebung der hinteren Extremität zu Tage[1]).

Beim Schultergürtel des Menschen ist ebenfalls neuerdings eine ontogenetische Verschiebung nachgewiesen worden (Lewis 1902, p. 182). Die Anlage der Scapula reicht anfangs (4½ Wochen alte Embryonen) vom 4. Cervicalwirbel bis 1. Brustwirbel, wird aber später (am Anfang der 6. Woche) so angetroffen, daß die größere Partie der Scapula am Anfang der 1. Rippe liegt, und der hintere Winkel sich bis zur 5. Rippe ausdehnt. Noch spätere Lageveränderungen sind wegen der dann eintretenden Senkung der Rippen nicht mehr rein bestimmbar.

Mit der Verschiebung des Schultergürtels kaudalwärts ändert sich die Lage des Plexus brachialis. Anfangs sind die Nerven senkrecht zur Richtung der Wirbelsäule gestellt. Erst später bildet sich der spitze Winkel aus, welchen die Nerven bekanntlich auch beim Erwachsenen mit der Körperlängsachse bilden.

Aehnliche Befunde bei Amphibien liegen in den Beobachtungen von Jordan (1888) vor[2]).

---

1) Der ancestrale Typus der Befestigung des Beckens um einen Wirbel weiter kaudalwärts als gewöhnlich (d. h. das Bestehen von 6 Lendenwirbeln) erhält sich in seltenen Fällen beim Erwachsenen. — Von vielen Autoren (Paterson 1891, Eisler 1895, Bolk 1899, Lubsen 1903) wird aus der Nervenversorgung der Extremität bei höheren Säugern (auch bei Homo) geschlossen, daß die Hintergliedmaße kaudalwärts gewandert sei. Bardeen and Lewis (1901) sahen beim menschlichen Embryo die früheste Anlage, die Extremitätenknospe, in verschiedenen Stadien in verschiedener Position und zwar bei älteren weiter kaudalwärts verschoben als bei jüngeren. Es scheint mir also, daß der von E. Rosenberg und G. Ruge konstatierten kranialwärts gerichteten Verschiebung eine kaudalwärts verlaufende vorausging und an diesen Anzeichen noch erkennbar ist. (Aufeinander folgende, entgegengesetzt gerichtete Verschiebungen kommen bereits bei Fischen vor. Es heben sich also nicht Anzeichen entgegengesetzt verlaufender Bewegungen auf, und E. Rosenberg's Befunde sind nicht widerlegt durch die Beobachtungen der oben genannten Autoren).

2) Credner beschreibt eine Reihe fossiler Stegocephalen derselben Art, aber verschiedener Größe, und glaubt aus ihnen eine ontogenetische Entwickelungsreihe dieser Fossilien rekonstruieren zu können, nach welcher das Becken um 6—7 Segmente kaudalwärts rückte. — An die relativ spärlichen ontogenetischen Erfahrungen über die Verschiebungen von tetrapoden Gliedmaßen reihen sich zahlreiche an fertigen Formen aus allen Klassen der Tetrapoden gewonnene Erfahrungen an, welche die mannigfachen Positionen der Extremitäten überall durch Uebergänge bei verwandten Tieren verknüpft zeigen. Vor allem ist auch hier die seriale Befestigung des Beckens und Stellung des Sacrum als im Flusse befindlich erwiesen (v. Ihering 1878, M. Fürbringer 1879, Baur 1897, Adolphi 1898, Cole 1901), aber auch eine Verschiebung des Schultergürtels erschlossen worden. Seriale Veränderungen des Plexus brachialis wurden auch ontogenetisch als successive Stadien eines Verschiebungsprozesses erwiesen (Fürbringer 1879).

Die ontogenetische, in Einzelfällen erwiesene Thatsache des Ortswechsels beider Extremitäten zusammen mit den vergleichend-anatomischen Befunden von Relikten solcher Verschiebungen in der Organisation der fertigen Form bei allen Tetrapoden lehren auch hier, wie bei Fischen, die Fähigkeit zur Wanderung als allgemeines Merkmal der Gliedmaßen kennen. Es darf daraus geschlossen werden, daß die verschiedenen serialen Stellungen der Extremitäten durch diese entstanden sind, wenn wir auch im einzelnen noch nicht immer den zurückgelegten Weg verfolgen können.

Achsendrehungen. Bei Tetrapoden sind in ganz besonderem Maße nachträgliche Drehungen der Extremitätenanlagen zu beobachten, welche aus der allen Vertebraten einheitlichen Ausgangsstellung Huxley's allmählich ein kompliziert angeordnetes Hebelsystem hervorgehen lassen, wie es die höheren Amnioten in ihren Gliedmaßen besitzen.

Es sind zu unterscheiden:

1) Drehungen der ganzen Extremität zur Körperachse (dorsal-, ventral-, kranial- oder kaudalwärts). Diese Bewegungen können sich mit oder ohne Beteiligung des Extremitätengürtels abspielen.
2) Drehungen innerhalb der freien Gliedmaße selbst:
   a) in den Gelenken und zwar entweder durch specialistische Ausbildung derselben, so daß eine bestimmte Stellung und Bewegungsform durch deren Konfiguration erzielt wird (z. B. Knie- und Ellenbogengelenk) oder durch allmähliche Umlagerung der am Gelenk beteiligten Knochen (z. B. Pronationsstellung von Radius und Ulna);
   b) zwischen den Gelenken durch Torsionen der Skelettstücke und angelagerten Weichteile um die Längsachse des Gliedmaßenabschnittes.

Ich beginne die specielle Darstellung[1]) mit der vorderen Extremität. Im frühesten Stadium ist die Anlage bei allen Tetrapoden so orientiert, daß der spätere radiale Rand kranialwärts, der spätere ulnare Rand kaudalwärts liegt. Es geht dies beim Hervortreten der Nerven daraus hervor, daß die den radialen Rand der Extremität versorgenden Stämme (welche im Rückenmark mehr kranialwärts als die übrigen Extremitätennerven entspringen) in den vorderen (kranialen) Rand der Anlage vorwachsen, die den ulnaren Rand versorgenden Plexusbestandteile (welche im Rückenmark mehr kaudalwärts entspringen) an dem hinteren (kaudalen) Rand derselben erscheinen. Mit Huxley (1876) bezeichne ich deshalb den vorderen (radialen) Rand als präaxiale, den hinteren (ulnaren)

1) Die successive aufeinander folgenden wichtigsten Stellungsänderungen in der Ontogenie verlaufen meist sehr rasch in den frühen Anfängen der Skelettentwickelung. Dieselben bedürfen einer viel ausgiebigeren Erforschung und namentlich einer anschaulicheren Darstellung als wir sie bisher in der Litteratur besitzen. Es liegt hier ein ergiebiges Feld für Rekonstruktionen in plastischer Form vor. Die spärlichen auf den Menschen beschränkten, aber ergebnisreichen Erstlingsversuche auf diesem Gebiet (Hagen 1900, Bardeen and Lewis 1901, Lewis 1902) ermuntern hoffentlich recht bald andere Forscher zu planmäßig angestellten Untersuchungen ähnlicher Art bei allen Wirbeltierklassen. — Die von mir in Fig. 221 und 222 gegebenen Abbildungen sind nach Modellen angefertigt worden, die ich zum Teil nach den besten zur Zeit vorliegenden Zeichnungen und nach den Objekten selbst als Vorlage frei formte, zum Teil Reproduktionen nach den Modellen der genannten amerikanischen Forscher.

als postaxiale Seite der Extremität (s. p. 213). Diese Bezeichnungsweise bietet für die folgende Darstellung den Vorteil, daß sie bei allen Stellungsänderungen der Extremitätenanlagen beibehalten werden kann, während Bezeichnungen wie kranial, kaudal etc. natürlich nach der jeweiligen Lage umgeformt werden müssen.

Anfänglich schaut die Spitze der Extremität kaudalwärts und bei Amphibien und Sauropsiden ein wenig dorsalwärts (Fig. 221a). Gleichzeitig erhebt sich die Extremitätenplatte ein wenig dorsalwärts. Verfolgen wir zunächst die weiteren Umwandlungen der Stellung bei Lacerta[1]). Während bis dahin der prä- und postaxiale Rand noch

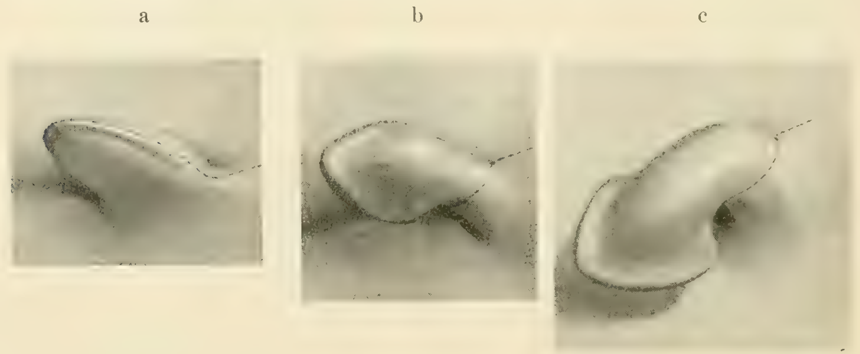


Fig. 221a—c. Rechte vordere Extremität von Lacerta in drei Stadien der Drehung.

ungefähr in einer Horizontalebene lag, tritt im folgendem Stadium (Fig. 221b) eine Drehung ein, welche den präaxialen Rand ventralwärts, den postaxialen Rand dorsalwärts führt. Die ehemals dorsale Fläche der Extremitätenplatte ist nun kranialwärts, die ehemals ventrale Fläche kaudalwärts gewendet. Im folgenden Stadium (Fig. 221c) kommt noch die Beugung in der Ellenbogengegend dazu. Es liegen prä- und postaxialer Rand jetzt nicht mehr übereinander (ventral und dorsal), sondern hintereinander (kranial und kaudal). Die Volarfläche der Hand des Tieres schaut nunmehr nach dessen Bauchwand hin.

Da mit der Drehung der Extremität im Stadium b eine Torsion der Weichteile verbunden ist (durch die spiralige, punktierte Linie angedeutet, welche den Verlauf der dorsalen Nerven schematisch wiedergiebt), so liegt hier vermutlich eine Torsion des ganzen Extremitätenstieles vor. Am Skelett ist dieselbe in diesen Stadien nicht zu erkennen, da dasselbe erst in der frühen Anlage begriffen ist.

Die Ellenbeuge in Stadium c ist wesentlich eine Biegung an der Stelle des hier später entstehenden Gelenkes, welches sich dann so specialisiert, daß die Oeffnung des Gelenkwinkels auf der ursprünglich ven-

1) In der Darstellung der thatsächlichen Vorgänge in der Entwickelung von Lacerta folge ich hauptsächlich Mollier (1895) und Peter (1902). Beim Menschen verwerte ich außer den Angaben von Henke und Reyher (1876), Kölliker (A. L. II, 1879), Holl (1891) und Hultkrantz (1897) hauptsächlich die Rekonstruktionen von Bardeen and Lewis (1901) und Lewis (1902) (vergl. auch p. 247, Anm. 1). Da an diesen beiden Objekten die wesentlichen Veränderungen der Stellung bei niederen und höheren Amnioten zu verfolgen sind, beschränke ich mich auf die Schilderung derselben.

tralen Extremitätenfläche liegt. Es kommt aber zu dieser Biegung noch eine Stellungsänderung des Unterarms gegen den Oberarm hinzu; denn bei einer gewöhnlichen Knickung des in Fig. 221b abgebildeten Stieles würde ja die Stellung der Handfläche und des prä- und postaxialen Randes unverändert bestehen bleiben müssen. Das ist nicht der Fall (Fig. 221c). Die Ursache der an der Ellenbogenbeuge zu Tage tretenden Stellungsänderung liegt hier, wie auch bei menschlichen Embryonen (bei welchen der Vorgang unten genau geschildert ist) daran, daß die Anlage des Radius mit ihrem proximalen Ende (Radiusköpfchen) nicht ventral von derjenigen der Ulna stehen bleibt (wie dies in Fig. 221b der Fall sein müßte, falls dort schon Skelettanlagen beständen), sondern daß das Radiusköpfchen sich kranial stellt, das proximale Ende der Ulna dagegen kaudalwärts davon gefunden wird. Ich nenne dies eine zirkumduktorische Bewegung [1]).

In der Entwickelung des Menschen entsteht die Extremitätenanlage gleich so, daß die dorsale Fläche allein frei ist und lateralwärts

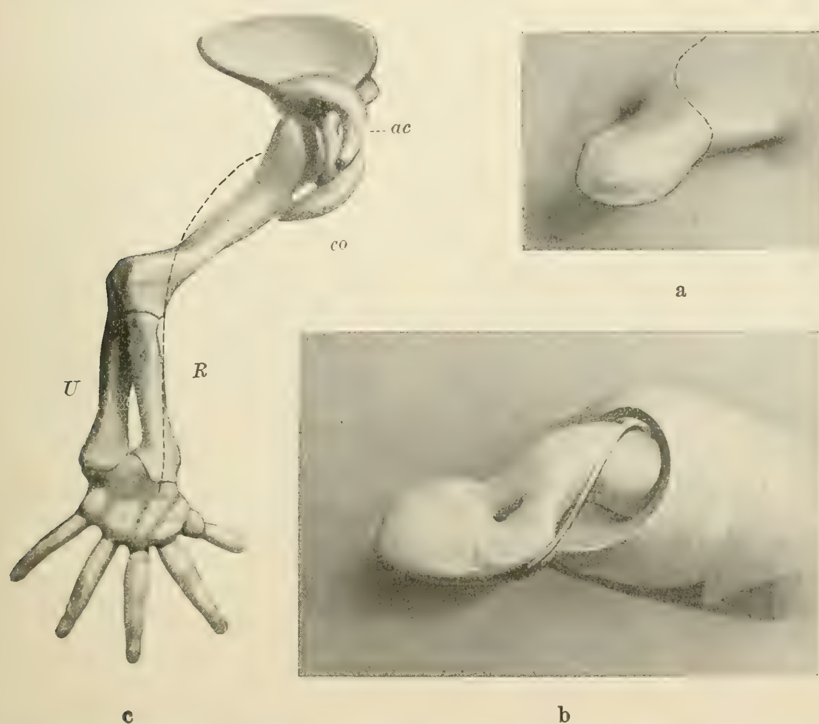


Fig. 222. Rechte vordere Extremität menschlicher Embryonen in drei verschiedenen Stadien. *a* äußere Form, *b* mit teilweiser Entblößung des Skelettes, *c* Skelett.

1) Bei Amphibien und Sauropsiden bilden sich in verschiedenem, bei den höher entwickelten Formen (besonders bei den meisten karinaten Vögeln) in immer mehr vervollkommnetem Maß besondere Einrichtungen der Trochlea ulnaris et radialis humeri heraus, welche eine Längsverschiebung des Radius gegen die Ulna und gegenseitige Annäherung beider Skeletteile ermöglichen. Die Tiere können durch diesen Mechanismus rein automatisch Bewegungen im Ellenbogengelenk auf das Handgelenk übertragen. Ich habe dieser eigenartigen Komplikation wegen im Text nur die Frühstadien von Lacerta benutzt und wende mich wegen der höheren Entwickelung direkt zum Menschen, bei welchem nichts Analoges zur Anlage kommt.

schaut, während die ventrale Fläche der Bauchwand zugewendet ist (Fig. 222a). Es ist hier die Torsion, welche bei Lacerta sich erst successive entwickelt (Fig. 221b und c), von vornherein schon größtenteils vollzogen. Denn sobald Nerven auftauchen, besitzen sie die spiralige Krümmung, welche den vollzogenen Vorgang verrät (Fig. 222b, Nervus radialis.)

Gegenbaur (1864) fand durch Winkelmessungen an den Humeri einer kontinuierlichen Reihe menschlicher Föten, daß eine successive Verschiebung der Knochencristae nach Art einer Torsion stattfindet, welche in gleichem Sinne wie die soeben beschriebene Torsion der Weichteile verläuft[1]. Die Differenz des Torsionswinkels zwischen Embryonen aus der 16. und solchen aus der 33. Schwangerschaftswoche beziffert sich nach Gegenbaur auf durchschnittlich 30°. Le Damany (1903) bestätigt dies durch zahlreiche Messungen an menschlichen Embryonen vom 3. Monat ab. Da aber die Weichteile schon längst in der Entwickelung die spiralige Lage besitzen, ehe sich die hier konstatierte Torsion abspielt, so kann die letztere höchstens als Endphase des ganz früh einsetzenden Prozesses angesehen werden. Wahrscheinlicher ist es mir, daß ihr keine Torsion des ganzen Skelettteils zu Grunde liegt, sondern daß es sich bloß um eine Verschiebung des oberflächlichen Reliefs des Humerus als Folge der Muskelwirkung handelt und daß also die Torsion nur indirekt (in der Wirkung der Muskeln, deren Lage durch sie beherrscht ist) eine Rolle spielt.

Außerdem tritt beim Menschen sehr früh die circumduktorische Bewegung des Radiusköpfchens an der Ellenbeuge auf. Denn gleichzeitig mit der ventralwärts gerichteten Einknickung an der Stelle des späteren Ellenbogengelenkes beginnt das proximale Ende des Radius sich so zu verschieben, daß der präaxiale Rand nicht mehr rein kranialwärts sieht (wie etwa noch bei Lacerta, Stadium c, Fig. 221), sondern daß er schräg lateral von dem postaxialen Rand (Ulna) sich befindet (Fig. 222b). In späteren Stadien (Fig. 222c) ist dies soweit fortgeschritten, daß das Radiusköpfchen schon fast rein lateral neben dem proximalen Ende der Ulna liegt. Im fertigen Zustand ist ja die Lage von Ulna und Radius am Ellenbogen eine rein medio-laterale.

In kurzen Zügen kann man also für die Gesamtentwickelung der vorderen Extremität folgende mehr oder weniger ineinander greifende Stellungsphasen bis zu der bisher besprochenen Ausbildung der Drehung unterscheiden:

1) primäre Pronationsstellung des Unterarms und der Hand infolge von Torsion des Extremitätenstieles;

2) Knickung in der Ellenbeuge nach der ursprünglich ventralen Seite hin;

3) sekundäre Pronationsstellung des Unterarms infolge von Ueberkreuzung der Unterarmknochen durch ventro-laterale Circumduktion des Radiusköpfchens um das proximale Ende der Ulna.

Bei Primaten schließt sich als Endglied der langen Reihe von Drehungen eine Supinationsbewegung der gekreuzten Vorderarmknochen an die sekundäre Pronationsstellung an, welche den präaxialen Rand von Unterarm und Hand vollends lateral, den post-

1) Gegenbaur trat daraufhin der bei Maclise (1849) bereits andeutungsweise erwähnten, von Martins (1857) vergleichend-anatomisch ausgebauten Torsionshypothese bei.

axialen medial verlagert. Es liegen dann Radius und Ulna wieder parallel. Doch ist diese Stellung gegenüber der ursprünglichen Parallellagerung beider eine hoch differenzierte[1]).

Bei den Hintergliedmaßen der Tetrapoden treten Circumduktionen wie bei der sekundären Pronationsstellung der vorderen Extremität nicht auf. Unterschenkel und Fuß stehen in primärer Pronation. Der Oberschenkel ist jedoch nicht torquiert, da er auch mit seinem proximalen Ende dieselbe Drehung vollzieht, welche am Humerus nur das distale Ende ausführt. Während sich der Humerus kaudalwärts dem Rumpf anlegt, ist umgekehrt das Femur kranialwärts demselben angeschmiegt. Es kommen darin die verschiedenen Aufgaben der beiden Gliedmaßen (vordere Extremität zum Ziehen, hintere Extremität zum Schieben) zum Ausdruck[2]). Alle Verschiedenheiten der Endstellung bei der vorderen und hinteren Extremität sind also um so ausgeprägter, je mehr man sich dem proximalen Ende der Gliedmaßen nähert; am distalen Ende (Hand und Fuß) besteht völlige Uebereinstimmung bis auf die erst ganz sekundär zu stande kommende Supination der Hand der Primaten, welche sich natürlich am Fuß nicht ausbilden kann.

Die mechanischen Ursachen der geschilderten Drehungen erblicke ich im wesentlichen in den von Cuenod 1888 und Mollier 1895 gegebenen Darlegungen. Von den zum Schwimmen bestimmten Platten der Fische erhalten sich die Teile, welche zum Aufstützen auf dem Boden dienen (Palma und Planta) in gleicher Stellung (auch schon nach Kölliker 1879 (A. L. II) und besonders Hatschek 1889, III[5], p. 234). Die Verschiedenheiten, welche sich am sekundär sich verlängernden Extremitätenstiel ausbilden, beruhen auf der Inanspruchnahme der Skeletteile bei der Adduktion an den Körper, welche die Fortbewegung auf dem Trockenen erfordert. Es läßt sich dabei die Cirkumduktion der Unterarmknochen aus dem Ineinandergreifen der Adduktion der Extremität an den Rumpf und der primären Pronationsstellung mechanisch ableiten[3]).

---

1) Holl 1891 erschließt aus den Verhältnissen des Plexus brachialis beim Menschen (Torquierung der Nerven) eine postembryonale Drehung der Scapula. Nach den Rekonstruktionen von Lewis 1902 scheint mir schon embryonal eine solche einzusetzen.

2) Nach der Geburt tritt beim Menschen nach Holl 1891 noch eine stärkere Drehung des Oberschenkels im Hüftgelenk hinzu, welche die ursprüngliche Dorsalfläche ganz nach vorn (kranialwärts) bringt und sich in Torquierung der Bänder des Hüftgelenkes äußert. — Le Damany 1903 beschreibt bei menschlichen Embryonen eine Torsion des Femurkopfes, welche vor der Geburt rückläufig wird, aber nicht ganz in die Ausgangsstellung zurückführt. — Ueber die Entwickelung des Neigungswinkels beim menschlichen Becken berichten Petersen 1893, F. Merkel 1894.

3) Die Litteratur über die Drehungen der Gliedmaßen ist eine außerordentlich große und die Divergenz der Meinungen beträchtlich. Da die Argumente meist nicht der Ontogenie entnommen sind, fehlt hier der Raum für eine Aufzählung derselben (neuere kritische Litteraturberichte findet man bei Holl 1891, Eisler 1898, L. Stieda 1898). Die primäre Pronationsstellung beider Extremitäten ist schon bei Fischen manchmal vorhanden und speciell diejenige der Hinterflossen des Ceratodus von Hatschek 1889 zuerst mit der Stellung der Extremitäten bei Tetrapoden homologisiert worden. Hatschek sprach sich nicht näher über den Sitz dieser Bewegung aus (während Semon 1898 [III[5], p. 195] dieselbe bei Ceratodus im zweiten Gelenk, d. h. also im Kniegelenk lokalisiert), dachte aber wohl an eine Torsion im Extremitätenstiel (l. c. p. 88 Anm.) Für mich spricht die Torsion der Weichteile an der vorderen Extremität der Tetrapoden, namentlich der spiralige Verlauf des Nervus radialis während des Vorknorpelstadiums des Skelettes (besonders in den Rekonstruktionen von Lewis 1902) entschieden für die letztere An-

3. Die Entwickelung des Extremitätenskelettes.

a) Zonoskelett.

α) Entwickelung des Schultergürtels. Da mannigfache Schwierigkeiten in der Auffassung der Entwickelungsprozesse beim Schultergürtel bestehen, welche namentlich auch die anzuwendende Nomenklatur beeinflussen, wird es zunächst notwendig sein, vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt aus möglichst klare Präcisionen aufzustellen, um nicht mit der Benennung von vornherein Hypothesen zu verquicken. Die hauptsächlichsten Meinungsverschiedenheiten der Autoren betreffen die Histiogenese und die Lokalisation der einzelnen Skeletteile.

Das histiogenetische Problem besteht darin, daß ergründet werden soll, ob alle Teile des Schultergürtels eine gleichartige Anlage haben oder ob sich Elemente aus ungleichartigen Quellen im Zonoskelett kombinieren. Die Vertreter beider Ansichten stimmen darin überein, daß es vorknorpelige und knorpelige Anlagen giebt, welche in Ersatzknochen[1]) en- oder perichondraler Art umgebildet werden. Als solche stehen außer Frage: das Coracoid und die Scapula. Die für die Gleichartigkeit der histiogenetischen Prozesse eintretenden Autoren (Götte u. a.) geben nur diese Art der Osteogenese zu. Die Ansicht dagegen, welche eine Ungleichartigkeit derselben behauptet (Gegenbaur u. a.), sieht in manchen Skeletteilen keine Ersatzknochen, sondern solche Elemente, welche unabhängig vom Vorknorpel- und Knorpelskelett im Mesoderm als Belegknochen entstehen. Das Problem ist also wesentlich ein osteogenetisches. Als Belegknochen kommen in

---

schauung. Die Aehnlichkeit meiner Ansicht mit der Torsionshypothese von Martins ist dabei nur eine oberflächliche (s. p. 250, Anm. 1). — Hatschek leitete nun aus der primären Pronationsstellung die Position der vorderen Gliedmaße durch eine auf jene folgende entgegengesetzte Drehung des Ellenbogengelenkes nach hinten ab. Bei der hinteren Gliedmaße aber nahm er eine gleichsinnige Drehung nach vorn an. Beim Arm kommt nach ihm durch die Gegensätzlichkeit der Prozesse die Ueberkreuzung von Radius und Ulna zu stande. Ich folge Hatschek in dieser Auffassung; während aber jener hier die Drehbewegungen in die Gelenke verlegt (Schulter- und Hüftgelenksrotationen), scheint mir diese Annahme nicht zutreffend, da durch einen solchen Supinationsvorgang am Oberarm alle durch die primäre Pronationsstellung hervorgerufenen Torsionserscheinungen wieder rückläufig werden müßten. Dagegen spricht die Entwickelung. Auch sieht man in letzterer deutlich die Circumductio des Radius um die Ulna. Eine ähnliche Bewegung, aber mit erheblicher Divergenz der Gesamtauffassung der Gliedmaßenstellung, postulierte bereits auf Grund vergleichend-anatomischer Argumente Albrecht 1875. Da bei der hinteren Extremität die Circumductio nicht auftritt, unterbleibt bei ihr die Gegendrehung zwischen dem proximalen und distalen Extremitätenabschnitt.

Die Ausgangsstellung der Gliedmaßen, welche Huxley 1876 zuerst nachwies, kann als primäre Supinationsstellung bezeichnet werden. Indem später vielfach die sekundäre Supinationsstellung der Primaten, speciell des Menschen, mit jener primitiven Ausgangsstellung irrtümlich identifiziert und die primäre und sekundäre Pronationsstellung übersehen wurden, entstanden mannigfache Verwechselungen. Ontogenie und vergleichende Anatomie erweisen jedoch gleich deutlich die Supination des Unterarms beim Menschen als Endstadium eines langen, verwickelten Ausbildungsprozesses.

Den wesentlich auf die Annahme von Flexionen in entgegengesetzter Richtung sich beschränkenden Erklärungsversuchen (z. B. Stieda u. a.) und allen Hypothesen, welche die Großzehe und den 5. Finger (anstatt Pollex und Hallux) homodynamisieren (Antitropie, B. Wilder, Eisler u. a.) kann ich nicht beistimmen (vergl. dazu C. Rabl 1903).

1) Ich folge der von Gaupp 1901, p. 928 vorgeschlagenen Benennung.

Frage die Clavicula und das Episternum. Diese werden also von GÖTTE wie alle anderen Schultergürtelbestandteile zu den Ersatzknochen gerechnet.

Betrachten wir beispielsweise die frühe Schultergürtelanlage einer Amphibienlarve (Fig. 223), so erkennen wir eine einheitliche Platte, welche dorsal von der Schultergelenkgrube (*G*) in einen Fortsatz, ventral in zwei Fortsätze ausläuft. Während der ventro-kaudale allgemein als Coracoid (*Co*) und der dorsale als Scapula (*S*) bezeichnet werden, ist der ventro-kraniale je nach den über seine späteren Schicksale bestehenden Hypothesen verschieden benannt worden. GÖTTE glaubt, daß aus ihm hier und bei höheren Vertebraten als Ersatzknochen die Clavicula (und das Episternum) hervorgingen und bezeichnet ihn deshalb als Clavicula. GEGENBAUR faßt Clavicula und Episternum als Belegknochen auf, die sich anfänglich in der Umgegend des ventro-kranialen Fortsatzes (*Pr*) bilden und höchstens sekundär mit ihm verschmelzen; er bezeichnet deshalb den Fortsatz *Pr* zum Unterschied von diesen als Procoracoid. Bezüglich der Entstehung des Fortsatzes *Pr* selbst besteht also gar keine Meinungsverschiedenheit; dieselbe betrifft lediglich die Osteogenese und die an diese gebundene Nomenklatur.

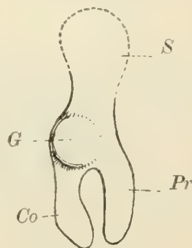


Fig. 223. Schultergürtelanlage von Rana. Nach GÖTTE. Der punktierte Kontur der Scapula ist frei ergänzt.

Da nun aber so übersichtliche Verhältnisse wie hier bei Amphibien unter den höheren Tetrapoden meistens nicht vorkommen, so erhebt sich die weitere Frage, ob dieselben Teile des in Fig. 223 dargestellten primären Schultergürtels, speziell der Fortsatz *Pr*, vorhanden und wo sie zu suchen seien. Es ist das ein topographisches Problem. Indem dasselbe meistens mit dem histiogenetischen verquickt wurde[1]), ergaben sich je nach der Auffassung die verschiedensten Benennungen oft für dasselbe Skelettstück.

Ich werde deshalb den Ausdruck „Procoracoid“ rein topographisch gebrauchen und damit den ventro-kranialen Fortsatz der primären Knorpelanlage (Fig. 233, *Pr*) bezeichnen, unbeschadet der osteogenetischen Frage, ob fernerhin die Clavicula auf und in ihm als Ersatzknochen oder neben ihm als Belegknochen entsteht. Eine knorpelige Clavicula giebt es nach dieser Bezeichnungsweise nicht[2]) (im Sinne GÖTTE's würde vielmehr der Procoracoidknorpel als Grundlage der Clavicula zu bezeichnen sein).

---

1) Die Verquickung beider Probleme ist wesentlich dadurch bedingt worden, daß nach GÖTTE's Ansicht die Anlage des Fortsatzes *Pr* und diejenige der Clavicula identisch sein müssen, da ja letztere in ersterem entstehen soll. Ein Auftreten des Fortsatzes *Pr* und der Clavicula an getrennten Oertlichkeiten, was nach GEGENBAUR's Hypothese möglich wäre, ist nach GÖTTE ausgeschlossen. So wurde die Topographie als Kriterium der Histiogenese verwertet.

2) Ich betone ausdrücklich, daß durch diese Anwendung des Wortes „Procoracoid“ keine Stellung zu den beiden Problemen (topographisches und osteogenetisches Problem) bezeichnet ist. Ich würde der größeren Klarheit wegen sogar vorschlagen, den Namen Clavicula nur dem fertigen Skeletteil zu belassen, ontogenetisch dagegen ein knorpeliges Procoracoid und knöchernes Cleidium als Bausteine der Clavicula zu unterscheiden, wenn nicht diese Aenderung bei der althergebrachten Anwendung des Wortes Clavicula

Ich behandle im folgenden zunächst die Genese der Frühanlagen des Schultergürtels und seiner Teile (topographisches Problem) und in einem folgenden Kapitel die Verknöcherung des Schultergürtels (osteogenetisches Problem).

Primäre Anlage des Schultergürtels und seiner Teile (Vorknorpel und Knorpel). Bei allen Tetrapoden legt sich der Schultergürtel als ein einheitliches verdichtetes Blastem in dem Mesenchym der Bauchwand an und zwar an der Stelle, wo letzterer die Wurzel der freien Extremitätenanlage aufsitzt. Die erste Anlage steht in kontinuierlicher Verbindung mit der Skelettanlage in der freien Gliedmaße. Die Einheitlichkeit bleibt im ganzen Vorknorpelstadium bestehen.

Bei Amnioten[1]) beginnt sich die Mesenchymverdickung in der glenoidalen Partie des späteren Gürtels auszubilden und faßt dabei die proximale Partie des späteren Humerus gleich in sich. Da es schwierig ist, in so frühen Stadien genau zu lokalisieren, so ist der Einschluß von Nerven und Gefäßen in die früheste Anlage von Wichtigkeit (Fig. 224). Derselbe ist für den Schultergürtel an der betreffenden Stelle charakteristisch.

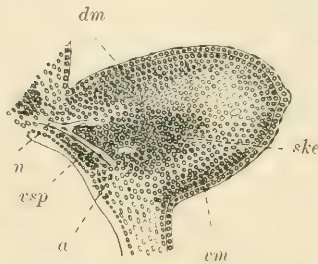


Fig. 224. Extremitätenanlage von Lacerta muralis (60 Somiten). Nach Mollier. *Ske* Skelettanlage. *A* Arterie. *vsp* ventraler Sproß eines Somiten. *dm* dorsale, *vm* ventrale Extremitätenmuskulatur. *n* Nerv.

Für Amphibien giebt es verschiedene Angaben. Nach Götte 1875 (A. L. III[7]) sproßt das Skelett der freien Extremität aus der Schultergürtelanlage hervor, letztere wäre also zeitlich früher vorhanden. Strasser (1879) findet im jüngsten Stadium von Triton die Gürtelanlage und den Beginn des Humerus nebeneinander vorhanden. Wiedersheim endlich (1890 [A. L. III[7], 1892]) sagt, daß bei Proteus und Triton sich die Verdichtung für den Humerus etwas früher als diejenige im Schultergürtelbereich bilde.

Bei der Verknorpelung wiederholt sich bei Amnioten dieselbe Reihenfolge (Kölliker 1879 [A. L. II], Mollier 1895). Bei Amphibien bestehen Differenzen in den Angaben[2]), doch scheint bei ihnen meistens der Humerus dem Schultergürtel in der Chondrifikation voranzugehen.

---

eine so eingreifende wäre. Es wäre das Problem bei dieser Bezeichnungsweise so zu formulieren, daß festzustellen sei, ob das Cleidium sich als ein Ersatz- oder Belegknochen des Procoracoid bilde und ferner, wo das Procoracoid und wo das Cleidium in der Ontogenese entstehe. Verwechselungen durch die Verwendung desselben Namens für Dinge, von denen es nicht sicher steht, ob sie dasselbe oder verschiedenes sind (Procoracoid und Clavicula nach der üblichen Benennung), wären bei dieser Nomenklatur unmöglich. Bei der Genese des Skeletteiles beispielsweise, den wir im fertigen Zustand Mandibula nennen, unterscheiden wir ja auch nach der üblichen Auffassung den Meckel'schen Knorpel und das knöcherne Dentale.

1) Ich folge hier den Angaben von Mollier 1895 für Reptilien (Lacerta) und von Bardeen and Lewis 1902 für Säuger (Homo).

2) Bei Amphibien giebt für Triton in einzelnen Fällen Wiedersheim (1892, p. 190), gleichzeitiges Auftreten von Knorpel in Schultergürtel und Humerus an. In den meisten Fällen bei Urodelen und stets bei Anuren geht nach ihm der Humerus voran. Lignitz 1897 sah dasselbe beim Frosch und finde ich bei Bombinator. — Wiedersheim (l. c.) giebt für Krokodile an, daß zuerst Humerus und Antebrachium, dann erst die Scapula verknorpele.

Aus dem einheitlichen Vorknorpel wachsen Fortsätze innerhalb der Bauchwand dorsal- und ventralwärts aus. So bildet sich die Gürtelform der Anlage allmählich von der glenoidalen Partie aus (Fig. 225). Es entsteht bei Amnioten der Coracoidfortsatz eher etwas früher als der Scapularfortsatz, der Procoracoidfortsatz jedenfalls, soweit ein solcher bekannt ist, später als die beiden anderen.

Bei anuren Amphibien[1]) entwickelt sich jedoch der Scapularteil früher als die übrigen (JORDAN 1888, WIEDERSHEIM 1892, LIGNITZ 1897). Erst nach Rückbildung des anfangs aufgeblähten Darmes bei der Larve wächst der ventrale Teil der Schultergürtelanlage aus. Es ist zu bedenken, daß eine frühere Anlage (in der geblähten Bauchwand) eine nachträgliche Verkürzung des Skelettes im Gefolge haben müßte. Die Anlage erfolgt dagegen, sowie die Bauchwand in eine den späteren Zuständen ausganggebende Entwickelungsphase getreten ist.

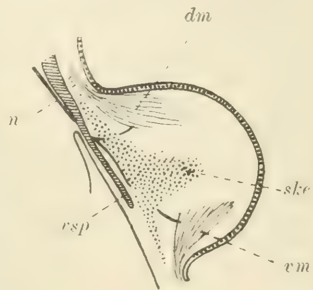


Fig. 225. Extremitätenanlage von Lacerta muralis, etwas älter als in Fig. 224. Bezeichnung wie dort. Nach MOLLIER.

Innerhalb des Schultergürtels erfolgt meistens die Verkorpelung in einem Guß. Jedoch bildet sich in diesem Stadium keine Kontinuität mit der knorpeligen Humerusanlage aus. Es bleibt vielmehr anfänglich eine Vorknorpelzone an der Stelle des späteren Schultergelenkes bestehen, welche sich nachträglich in das Gelenk (Kapsel und Höhle) umwandelt. Der Knorpel des Schulterbogens selbst entsteht in derselben Reihenfolge wie der Vorknorpel[2]).

Die einzelnen Fortsätze der Schultergürtelanlage differenzieren sich in mannigfach variierender Weise. Scapula und Coracoid verhalten sich am konstantesten. Das Procoracoid kann jedoch so starke Differenzen seines Auftretens zeigen, daß an der Stelle eines regulär vorknorpelig und später knorpelig sich entwickelnden Skelettteiles nur eine mesenchymatische Verdichtung beobachtet wird, welche von den einen Autoren als Rudiment eines Procoracoides, von den anderen als eine nur angelagerte, rein bindegewebige Bildung betrachtet wird. Oder aber es fehlt jede Spur eines Procoracoidfortsatzes.

Amphibien. Hier liegen in den Frühstadien der Skelettentwickelung die Verhältnisse sehr übersichtlich. Bei Triton (GÖTTE 1877) ist das Procoracoid noch ein kurzer Fortsatz in einem Stadium, in welchem das Coracoid schon eine beträchtliche Länge erreicht hat. Es entspringt an der glenoidalen Partie des Schultergürtels, speciell von der Basis des Scapularfortsatzes, und schiebt sich mit fortschreitendem Wachstum allmählich ventralwärts neben dem kranialen

1) WIEDERSHEIM 1892 glaubt, daß allgemein bei Wirbeltieren die Scapula vorangehe. Doch trifft dies, wie er übrigens für die Chelonier selbst angiebt, nicht zu.

2) Bei Amnioten verknorpelt zuerst das Coracoid, dann die Scapula, endlich, wo vorhanden, das Procoracoid. Bei Amphibien geht die Scapula voran, dann folgt das Coracoid, schließlich auch hier das Procoracoid als letztes. — WIEDERSHEIM (1892) giebt für Amphibien an, daß diskontinuierliche Knorpelcentren im vorknorpeligen Schulterbogen auftreten. Ich finde dasselbe bei Bombinator (je einen Knorpelkern für Scapula, Coracoid und Procoracoid).

Rand des Coracoides herunter. Es entsteht so ein Bild ähnlich dem, wie es p. 253, Fig. 223 für Rana gegeben ist. Bei den meisten Urodelen[1]) ist damit die Entwickelung der Form abgeschlossen. Nach vollzogener Verknorpelung bilden Procoracoid und Coracoid zwei distal (ventral) völlig getrennte Spangen. Die Incisur zwischen ihnen ist jedoch von einer Membran verschlossen (Membrana obturatoria).

Bei Anuren [Götte 1877, p. 571 [2])] schließt sich regelmäßig an das vorknorpelige Zangenstadium zunächst die Verknorpelung ohne wesentliche Formveränderung an (Fig. 226 a). Wohl verlängern sich die frei endenden Spangen des Coracoides und Procoracoides; dann aber tritt in einem späteren Stadium eine Verschmelzung der ventralen Enden bei den genannten Fortsätzen ein, indem das Coracoid sich distal verbreitert bis zur Vereinigung mit dem Procoracoid. Die Verschmelzungsstelle heißt Epicoracoid (Fig. 226b *E*). Dasselbe entsteht also zuletzt von allen Teilen des Schultergürtels. Schon bevor seine Entwickelung erfolgt ist, berühren sich übrigens bereits die ventralen Teile des Zonoskelettes der einen Körperseite mit denjenigen der anderen in der Medianlinie. Sobald die Epicoracoide

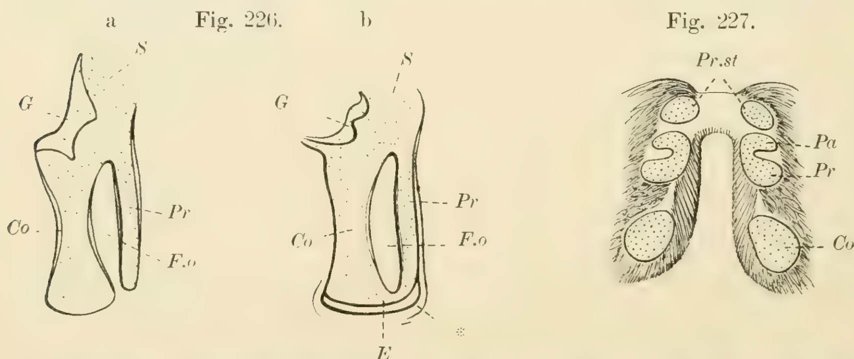


Fig. 226. Zwei Entwickelungsstadien des Schultergürtels von Rana esculenta (Knorpelstadium). Die Scapula ist nur in ihrem basalen Teil gezeichnet. *G* Pars glenoidalis. *S* Scapula. *P* Coracoid. *Pr* Procoracoid. *E* Epicoracoid. *F o* Incisur resp. Foramen obturatorium. Nach Götte.

Fig. 227. Vordere Brustwand einer Larve von Rana esculenta. Frontalschnitt. *Co* Coracoid. *Pr* Procoracoid. *P. a* kranialer Fortsatz des Procoracoides. *Prost* Prosternum. Nach Lignitz.

---

1) Bei Menopoma (Götte, Wiedersheim), Siren (Wiedersheim, Gegenbaur) u. a. sind jedoch beim ausgewachsenen Tier die sonst freien Enden des Procoracoides und Coracoides durch eine Knorpelspange (Epicoracoid, s. u. Text) verbunden. Es besteht dann keine Incisur, sondern ein geräumiges Loch im ventralen Teil des Schultergürtels, ähnlich wie bei Anuren (Fig. 226b *F o*). Dasselbe ist von einer Membrana obturaroria verschlossen und manchmal (Cryptobranchus, Osawa 1902) so eng, daß der ganze ventrale Abschnitt des Schultergürtels (Coracoid + Pro- + Epicoracoid) beim ersten Anblick aus einer dünnen Knorpelplatte zu bestehen scheint. Leider ist die Entwickelungsgeschichte dieser Formen noch unbekannt. — Häufig wachsen nachträglich die ventralen Fortsätze soweit aus, daß sie über die Medianlinie hinaus in das andere Körperantimer hinein ragen. Der linke Schultergürtel schiebt sich dabei über den rechten (so wie man einen Rock über der Brust zuzuknöpfen pflegt). Dies kommt sowohl bei Urodelen wie auch bei Anuren vor.

2) Dugès (1834) beschrieb bereits die erste Anlage des Schultergürtels bei Kaulquappen und die Bildung des Loches im ventralen Teil desselben durch Umwachsung. Doch stammt die erste detaillierte Untersuchung nach neueren Gesichtspunkten von A. Götte (1875, 1877).

gebildet sind, tritt Verschmelzung[1]) der antimeren Teile in der Brustmittellinie ein.

Prosternum. WIEDERSHEIM (1892) und LIGNITZ (1897) beschreiben bei Rana paarige Knorpelinseln, welche isoliert kranialwärts vom Procoracoid entstehen (Fig. 227 *Pr.st*) und nachträglich zu einem unpaaren Skelettstück verschmelzen. WIEDERSHEIM vergleicht es seiner Entstehung nach mit dem Sternum der Anuren. Es wäre also hier ein Prosternum[2]) in der Anlage vorhanden.

Reptilien. Ein ganz paralleles Verhalten der Schultergürtelanlage zu dem bei Amphibien beschriebenen ist bei älteren Embryonen von Schildkröten beobachtet worden (RATHKE 1848 A. L. III[8]). Es existiert hier ein einheitlicher Knorpel, welcher vom glenoidalen Centrum aus einen scapularen Fortsatz dorsalwärts und einen coracoidalen sowie procoracoidalen Processus ventralwärts entsendet (Fig. 228). Außerdem aber biegt das Coracoid an seinem terminalen Ende hackenförmig um, zeigt sich hier ligamentös mit dem nahen Procoracoid verbunden und erinnert darin an die Zustände bei Anuren (GÖTTE).

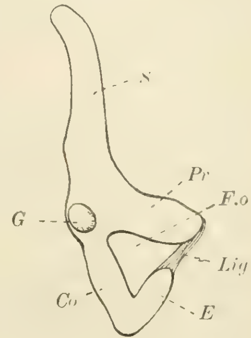


Fig. 228. Schultergürtelknorpel eines Schildkrötenembryo (wahrscheinlich Podocnemis). Alle Stücke in einer Ebene dargestellt. Bezeichnung wie bei Fig. 226. *Lig* Ligament. Nach GÖTTE.

Freilich wissen wir nicht, ob dieses entwickelungsgeschichtliche Einzelbild (Fig. 228) auch in derselben Weise entsteht wie bei Amphibien,

---

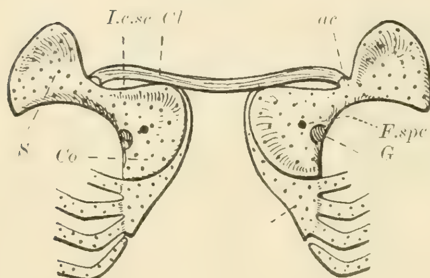
1) In einzelnen Fällen kann eine Verschmelzung ausbleiben (Microps), auch kann das Epicoracoid ganz fehlen oder durch ein Ligament ersetzt sein (Dactylethra). Es sind das urodelenartige Zustände bei Anuren, die ebenfalls noch der Klärung durch die ontogenetische Untersuchung harren wie die wichtigen anurenähnlichen Befunde bei Urodelen (s. p. 256, Anm. 1).

2) WIEDERSHEIM behält für den Knorpel den Namen Episternum bei, trotz der von ihm betonten Ahomologie mit dem gleichnamigen Element etwa der Saurier (s. w. u. Text). Es entsteht dadurch eine weitere Komplikation in der Nomenklatur, welcher ich (wie bei Procoracoid und Clavicula) mit dem Vorschlag begegnen möchte, jede knorpelige, **nicht** mit dem primären Schultergürtel genetisch zusammenhängende Anlage an dieser Stelle als Prosternum zu bezeichnen. — Episternum nenne ich allein das Ossifikationsprodukt, gleichgiltig ob dasselbe als Ersatzknochen, wie die einen meinen, oder als Belegknochen, wie die anderen glauben, entsteht. Allerdings kommt bei der Episternumfrage noch die Schwierigkeit hinzu, daß auch das Substrat, auf welchem die Ossifikation sich aufbaut, je nach den verschiedenen Auffassungen schwankt, da die einen Autoren diesen Knochen zum Sternalapparat rechnen (aus Prosternum entstanden), die anderen zum ventralen Teil des primären Schultergürtels (Praeclavium, GEGENBAUR 1898). Ich werde die Wörter Episternum und Interclavicula rein topographisch und zwar promiscue gebrauchen (manche Autoren bezeichnen mit Episternum die prosternalen, mit Interclavicula die zonalen Knochen, s. Abschnitt „Episternum"). — GÖTTE (1877) hatte für Rana angegeben, daß sich von einem Teil der vorknorpeligen Procoracoidanlage aus (bei * Fig. 226b) ein Knorpel bilde, der später als Kiel des Sternum erhalten bleibe (ursprünglich hatte er sogar, im Anschluß an W. K. PARKER, eine direkte Abgliederung vom knorpeligen Procoracoid behauptet [1875]). LIGNITZ (1897, p. 43) zeigte jedoch, daß zwar ein Knorpelfortsatz vom Procoracoid aus sich bildet (*P. a* Fig. 227), daß dieser aber nichts zu thun hat mit dem isoliert entstehenden Prosternum (*Prst.*). Andererseits fanden er sowie vor ihm WIEDERSHEIM (1892), daß der Kiel des Sternum vom letzteren aus im Anschluß an die erhöhte Funktion des Musc. pectoralis entsteht.

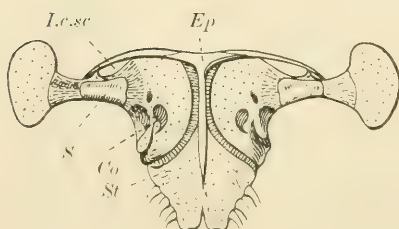
ob also das Epicoracoid durch progressive Aussprossung vom Coracoid zu stande kommt oder ob nicht eine Reduktion einer einst kompletten Knorpelverbindung zwischen den beiden ventralen Spangen in dem Ligament (*Lig*) vorliegt. Denn eine kontinuierliche Reihe von Embryonen derselben Species ist bisher auf diesen Punkt hin noch nicht unter-

Fig. 229.

a



b



c

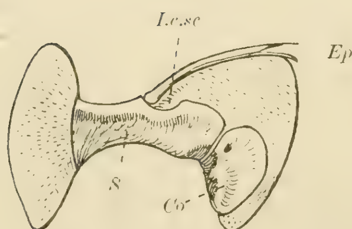


Fig. 229. Entwickelung des Schultergürtelapparates von Sphenodon, a, b von Embryonen, c vom eben ausgeschlüpften Tier. Nach SCHAUINSLAND. Bezeichnungen wie bei den vorigen. *cl* Clavicula (Cleidium). *F.spc.* Foramen supracoracoideum. *I.c.sc* Incisura coraco-scapularis. *Ep* Episternum. *St* Sternum. *O* Ossifikationen.

Fig. 230.

a



b



c

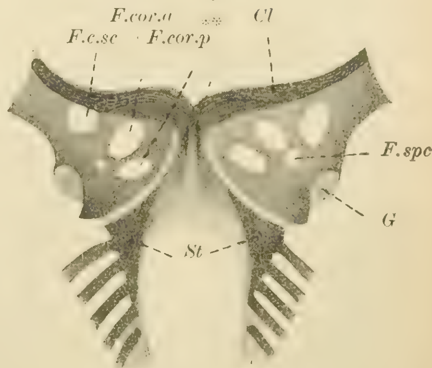


Fig. 230. Entwickelung des Schultergürtelapparates von Cnemidophorus. Nach GÖTTE. Bezeichnung wie bei den vorigen. *Proc* GGB. Procoracoid GEGENBAUR's. *F.c.sc* Foramen coraco-scapulare. *F.cor.a* und *p* Foramen coracoideum anterius und posterius. * siehe Text.

sucht. GÖTTE (1877), welcher den ersteren Standpunkt vertritt, stützt sich dabei auf den Vergleich verschieden alter Embryonen von verschiedenen Schildkrötenspecies. Es kommen aber auch in der fertigen Form mannigfache Differenzen bei den verschiedenen Schildkröten an dieser Stelle vor. So sind hier und auch bei älteren Embryonen Bildungen bekannt, bei welchen das Epicoracoid nur durch einen ganz geringen Zwischenraum vom völligen Zusammenhang mit dem Procoracoid getrennt ist (GÖTTE, SABATIER, FÜRBRINGER). Procoracoid, Epicoracoid und Coracoid erscheinen dann als fast völlig einheitliche Platte, welche central durchbohrt ist. GEGENBAUR (1864, 1898) und FÜRBRINGER (1901) gehen von diesen Befunden mit langem Epicoracoid aus und leiten die anderen durch Rückbildung des Epicoracoides von ihnen ab, indem sie das Ligament als Rest der einst kompletten Bildung auffassen (Lig. epicoracoideum). Es ist das genau der umgekehrte Weg als der von GÖTTE postulierte und in der Ontogenese von Amphibien thatsächlich nachgewiesene [1]). Siehe auch w. u.

Bei Lacertiliern und Rhynchocephaliern besteht nur insofern eine klare Uebereinstimmung der Schultergürtelanlage mit derjenigen bei Cheloniern, als auch hier eine einheitliche Knorpelspange entsteht. Es fehlt jedoch die Teilung der ventralen Partie in Coracoid und Procoracoid beim frühen Auswachsen derselben. Bei Sphenodon hat SCHAUINSLAND 1900, 1903 eine von Anfang an einheitliche (nur von einem kleinen Nervenloch, *F. spc.*) durchbohrte Platte gefunden (Fig. 229a). Dieselbe besitzt einen acromialen Fortsatz, an welchen sich eine rein bindegewebige Anlage (*cl*) anschließt. Dieselbe verknorpelt nicht. (Erst durch die spätere Ossifikation entwickelt sich aus ihr ein Skelettteil, siehe Clavicula [Cleidium].) Eine klare Homologie mit den Bildungsprozessen bei Cheloniern oder Amphibien liegt also nicht vor. Andererseits weisen die Saurier Durchbrechungen der ventralen Platte des Schultergürtels auf. Wie aber GÖTTE 1877 zeigte, entstehen dieselben so, daß auch hier anfänglich der ventrale Teil im Vorknorpelzustand völlig einheitlich ist (abgesehen von dem kleinen Nervenloch *F. spc*, Fig. 230a), und daß erst beim Uebergang vom vorknorpeligen in den knorpeligen Zustand bestimmte Stellen ausgespart bleiben, an welchem sich das Prochondralgewebe in Bindegewebe umwandelt (Fig. 230b, c). Es entstehen auf diese Weise Löcher im Knorpel, welche aber durch die gemeinsame Umhüllung des ganzen Skelettteiles (Perichondrium) verschlossen sind (Membranae obturatoriae). Bei Cnemidophorusembryonen finden sich schließlich drei solcher Perforationen (zwei im ventralen, eine im dorsalen Teil der Gürtelanlage, Fig. 230c).

An den acromialen Abschnitt der Scapula schließt sich wie bei Sphenodon ein Mesenchymstreifen an, der nie verknorpelt, aber später verknöchert (Clavicula [Cleidium] s. u.).

1) Es giebt noch eine andere, allerdings nicht auf entwickelungsgeschichtlichen Argumenten basierende Auffassung des vorderen ventralen Schenkels im Schildkrötenschultergürtel, welche in demselben kein Procoracoid, sondern ein verlängertes Acromion erblickt d. h. einen Auswuchs der Scapula, welcher beim Ausbleiben oder nach Verlust des Procoracoides als Neubildung entsteht (von neueren Autoren vertreten von BAUR 1891, 1896, SEELEY 1892—1895, KOKEN 1893, ANDREWS 1895. Genaues Litteraturverzeichnis und kritische Widerlegung dieser Ansicht besonders bei FÜRBRINGER 1901, p. 313—316). — Alle übrigen Arbeiten halten an der Homologie des vorderen ventralen Schenkels bei Schildkröten und Amphibien fest, allerdings schwankt die Bezeichnung desselben, je nachdem der sich hier entwickelnde Knochen aufgefaßt wird (Procoracoid oder Clavicula genannt).

Es bestehen tiefgreifende Meinungsverschiedenheiten darüber, wo das Homologon des Procoracoides der Amphibien und Chelonier bei diesen Formen zu suchen sei. Gegenbaur (1864—1898) vergleicht unter den Foramina des Schultergürtels das konstanteste bei den verschiedenen Formen (Hauptloch, Fig. 230 *F.spc*) mit der Incisur resp. dem mehr oder minder komplett durch das Epicoracoid abgeschlossenen Loch jener anderen Tieren (Fig. 223, 226, 228). Nach dieser Ansicht wäre die vor diesem Loch liegende Spange der ventralen Schultergürtelhälfte als Procoracoid zu bezeichnen (Fig. 230b Pr. Ggb.). Andere Autoren halten dagegen den ganzen ventralen Teil des Schultergürtels lediglich für homolog dem Coracoid und glauben entweder, daß das Procoracoid ganz fehlt, oder daß ein Rudiment desselben in dem Mesenchymstreifen vorliegt (*cl* Fig. 229 und 230), welcher sich vom Acromion aus ventralwärts fortsetzt und bei der Ossifikation zur Clavicula wird. Namentlich die letztere Ansicht hat viele Anhänger gewonnen, nachdem sie von Götte (1877) aufgestellt und besonders intensiv vertreten wurde. Nach ihr wäre der Spalt zwischen der knorpeligen Anlage des ventralen Schultergürtels und dem Mesenchymstreifen, in welchem die Clavicula entsteht (* Fig. 230a), homolog der Incisur zwischen Procoracoid und Coracoid (Fig. 226a *F.o*). Es liegt hier ein noch ungelöstes Problem vor[1]).

1) Eine große Rolle hat gerade die ontogenetische Beweisführung in diesen Kontroversen gespielt. Götte (1877, p. 573) erblickt einen fundamentalen Gegensatz darin, daß bei Amphibien (Anuren) Coracoid und Procoracoid zangenförmig auswachsen, das Foramen zwischen ihnen also primär ausgespart bleibt, während bei Lacertiliern die Foramina, falls solche vorhanden sind, als sekundäre Durchbrechungen des anfangs einheitlichen Vorknorpels auftreten. Der Einwand Gegenbaur's [1898, p. 458], daß die Verknorpelung in beiden Fällen den gleichen Etappengang einhalte, entkräftet diese Gegensätzlichkeit der frühesten Anlage nicht. Es ist jedoch fraglich, ob solche Entwickelungsvorgänge phylogenetischen Wert beanspruchen dürfen und ob also die Differenz eine fundamentale ist. Die Ontogenie des Schädels hat eine Reihe von Beispielen kennen gelehrt, bei welchen das ursprünglich einheitliche Cranium in Trabekel aufgelöst ist und nun diese successive von einem einheitlichen Punkte aussprossen (Gaupp, Peter), ähnlich wie dies bei Amphibien mit den ventralen Fortsätzen des Schultergürtels der Fall ist. Die primäre Durchlochung eines einheitlichen Skelettteiles kann also zweifellos ontogenetisch so zur Anlage kommen, daß von vornherein die Löcher ausgespart bleiben, indem die Skeletogenese von einem Punkt aus fortschreitend die betreffende Lokalität successive umgreift. Damit verliert das Argument Götte's seine bindende Kraft. — Andererseits sind diejenigen ontogenetischen Argumente wenig beweisend, welche für das Vorkommen einer rudimentären Procoracoidanlage außerhalb des knorpeligen Schultergürtels angeführt wurden. Es handelt sich hier um den Mesenchymstreifen *cl* (Fig. 229, 230). Götte, Hoffmann, Wiedersheim u. a. betrachten ihn als Homologon eines Procoracoides (nach meiner Fassung des Wortes, p. 253), 1) weil das Gewebe bei der Ossifikation halbrinnenförmig vom Knochen umfaßt wird (Fig. 231), ähnlich wie dies beim echten Procoracoid der Amphibien seitens der Knochenanlage geschieht (Fig. 233). Gerade bei niederen Reptilien, wie Sphenodon, hat sich aber von der Rinnenform nichts gefunden. Die Clavicula (Cleidium) wird als solider cylindrischer Stab angelegt, in welchem der Markraum erst später durch sekundäre Aushöhlung entsteht (Schauinsland 1903). Auch ist bei Lacertiliern die Rinnenform wenig verbreitet (übrigens dort, wo sie Götte selbst vermißte — bei Anguis — neuerdings von Müller [1900] angegeben) und, wenn sie vorkommt, auf das costale Ende der Anlage beschränkt, gerade am scapularen Teil aber nicht vorhanden. — 2) wird für die Deutung des Mesenchymstreifens *cl* als Procoracoidrudiment der Zusammenhang mit der Scapula beim ersten Auftauchen u. a. (Rathke) angeführt. Gelegentliche Zusammenhänge von Clavicula und Acromion im fertigen Zustand erscheinen nach dieser Auffassung als Reste der primordialen Kontinuität. Jedoch fehlt hier den ontogenetischen Beobachtungen das entscheidende Moment: der Nachweis knorpeligen Zusammenhanges. Die Behauptung, das betreffende Gewebe sei „Vorknorpel", kann nicht genügen, da dasselbe sich nicht zu Knorpel, sondern

Bei Krokodilembryonen wurde von WIEDERSHEIM 1892, p. 234, ein Fortsatz der Scapula gefunden, welcher wesentlich aus indifferentem Mesenchym besteht (punktierte Partie Fig. 232b), aber mit knorpeliger Basis kontinuierlich in den Schultergürtelknorpel übergeht. Wegen dieser topographischen und geweblichen Beziehung zu letzterem ist der Fortsatz mit dem Procoracoid der Chelonier (Fig. 228) vergleichbar.

WIEDERSHEIM selbst, welcher die Clavicula als Ersatzknochen aus dem Procoracoid hervorgehen läßt, nennt infolgedessen den Fortsatz Clavicula, während GEGENBAUR und FÜRBRINGER ihn wegen ihrer abweichenden Auffassung der Clavicula als Processus procoracoideus bezeichnen. Das ist für unsere Frage hier natürlich belanglos. Dagegen ist nicht erwiesen, daß der Fortsatz der Clavicular(Cleidium)anlage der Lacertilier homolog sei, wie WIEDERSHEIM behauptet, wenn schon dieser Befund bei Crocodiliern die Ansicht GÖTTE's von einer allmählichen

Fig. 231.



Fig. 232.

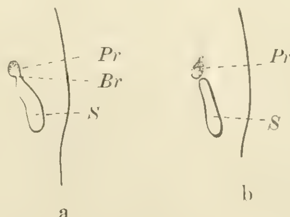


Fig. 231. Querschnitte durch die Claviculaanlage eines jüngeren und älteren Embryo von Cnemidophorus. *s* Zusammenschluß der Knochenspange nach GÖTTE. *m* Anlage des Knochenmarkes. *p* Periost. Nach GÖTTE.

Fig. 232. Scapula und Procoracoidrudiment eines Krokodilembryo. Aus zwei aufeinander folgenden Schnitten einer Serie, welche die Scapula (*S*) flach getroffen hat. *Pr* Procoracoid. *Br* Brücke zwischen beiden. Nach WIEDERSHEIM.

---

zu ossifizierendem Bindegewebe ausgestaltet. Vorknorpel ist aber histologisch ein so wenig bestimmtes Gewebe, daß ohne die sonst an dieser Stelle übliche spätere Umwandlung in Knorpel zur Zeit seine Diagnose in der Luft hängt.

Die neuesten Autoren treten auf Grund ontogenetischer Beobachtungen dafür ein, daß der Mesenschymstreifen *cl* eine bloße Anlagerung an den primären Schultergürtel, kein ihm genetisch verbundenes Element darstelle (SCHAUINSLAND [1903] für Sphenodon, MÜLLER [1900] für Anguis fragilis).

Die vergleichende Anatomie (GEGENBAUR) sieht in den Trabekeln des Schultergürtels der Lacertilier (Coracoid, Procoracoid, Epicoracoid) zusammen mit den von ihnen umrandeten Löchern und Incisuren in summa die ursprünglich einheitliche ventrale Schulterplatte. Die Membranen, welche die Löcher bei Amphibien und Reptilien verschließen, werden als Reste der einstigen Einheitlichkeit aufgefaßt. Verschiedenen Deutungen unterliegen dabei wieder die imperforierten Schultergürtel, bei denen es zweifelhaft ist, ob die primäre Urform vorliegt, so daß also eine Durchlochung nie vorhanden war, oder ob einst vorhandene Perforationen nachträglich verschwanden. Die Ontogenie von Sphenodon zeigt von Anbeginn an einen imperforierten Schultergürtel, scheint aber die Annahme FÜRBRINGERS (1901, p. 531) zu stützen, daß eine Emargination eines Loches stattgefunden habe, indem dasselbe (wie sich COPE diesen Prozeß denkt) an den Rand des Schultergürtels rückte, zur Incisur umgestaltet wurde und schließlich verschwand. Denn anfänglich ist eine Incisura coraco-scapularis im embryonalen Schultergürtel von Sphenodon vorhanden (Fig. 229a, b *I. c. sc*). Nachträglich wird dieselbe häufig durch Knorpel ausgefüllt (Fig. 229c).

Reduktion des Procoracoidknorpels bis zum völligen Verlust desselben bei Lacertiliern wohl zu illustrieren vermag (vgl. Anm. 1, p. 260).

Episternalknorpel. Alle Angaben, welche als Grundlage des Episternum bei Reptilien Knorpelrudimente betreffen, sind ebenso zweifelhaft wie die Behauptung, daß die Frühanlage der Clavicula (Cleidium) bei Lacertiliern Vorknorpel sei (siehe Anm 1, p. 260). Wirklicher Knorpel ist nie gefunden worden, wie alle Untersucher (auch Götte, Hoffmann, Wiedersheim) erklären. Allein Sabatier (1897) behauptet die enchondrale Natur des Episternum. Vergl. weiter unten die Schilderung der Ossifikation.

Vögel. Die Coracoscapula legt sich einheitlich wie bei Reptilien an. Fensterbildungen, welche bei fertigen Schultergürteln vorkommen (z. B. Struthio, Apteryx individuell) sind in ihrer Genese noch nicht genügend bekannt.

C. K. Hoffmann (1879) untersuchte fast ausgewachsene Struthioembryonen. Meist besteht statt des Loches eine Incisur im Schultergürtel, welche von einem Fortsatz flankiert wird. Bei Embryonen von Apteryx (T. J. Parker) und Opisthocomus (W. K. Parker) besitzt dieser eine beträchtliche Länge, bildet sich aber in älteren Stadien und bei ausgeschlüpften Tieren beträchtlich zurück. Fürbringer (1902, p. 303) nennt ihn Processus procoracoideus.

Der vor dem Foramen perforierter Schultergürtel liegende Skelettabschnitt (resp. der Processus procoracoideus) wird von Gegenbaur und Fürbringer als Homologon des Procoracoides der Amphibien und Schildkröten aufgefaßt. Ebenso werden von diesen Autoren Knorpelinseln, welche als Grundlage der Bildung einer Clavicula (Cleidium) angegeben werden, auf das Procoracoid zurückgeführt. Doch ist es eine noch strittige Frage, ob überhaupt solche Knorpelherde vorkommen [1]).

Episternalknorpel. Eine wirklich knorpelige Grundlage bei der Anlage des Episternum ist bei Vögeln noch ungewiß. W. K. Parker hat eine Knorpelverbindung der Furculae als Interclavicula beschrieben. Es könnte also hier ein Rest des sternalen Endes des Procoracoides (Praeclavium, s. Hypocleidium) vorliegen. — Die Deutung indifferenter Anlagen als rudimentäre Knorpel beurteile ich wie bei Reptilien, s. o.

Säuger. Die Coracoscapula legt sich wohl einheitlich an, ist aber (abgesehen von den Monotremen) hier in ihrem coracoidalen Abschnitt von vornherein reduziert. Immerhin ist letzterer beim ersten Auftreten ontogenetisch relativ beträchtlich größer an Länge und Volumen, als der Fortsatz im ausgebildeten Zustand erscheint (z. B. bei Homo, Fig. 222c *Co*). Andererseits entwickelt sich an der Scapula das Acromion, welches bereits bei Reptilien auftaucht (Fig. 229a), regelmäßig zu einem großen, später das Coracoidrudiment an Größe übertreffenden Fortsatz.

Die Scapula erhält eine an ihrer Außenseite vorspringende Leiste, Spina scapulae. Angaben von Broom (1899, 1902), daß sich diese

1) Litteratur ausführlich bei Fürbringer (1902). Gegenbaur, Fürbringer, Parker, Sabatier, Lindsay fanden einen Knorpelherd; dagegen leugnen ihn Bruch, Rathke, Götte, C. K. Hoffmann, Zehnter, Kulczyki. Der letzte von diesen (Kulczyki 1901) hält es für nicht unwahrscheinlich, daß die Verschiedenheit der Angaben sich aus der Verschiedenheit der untersuchten Species erkläre, daß also beides vorkomme.

und Teile der Scapula selbst bei Marsupialiern nicht auf knorpeliger Grundlage, sondern als membranöse, direkt ossifizierende Bildungen entwickeln, erscheinen mir noch unsicher und rechtfertigen nicht den Vergleich der Spina mit dem Cleithrum, welchen der Autor darauf gründet.

Ein Procoracoid ist nicht mit Sicherheit nachgewiesen [1]).

Die Clavicula des Menschen hat bekanntlich eine knorpelige Grundlage in der Entwickelung (GEGENBAUR 1864, 1865). Während bei Marsupialiern ein rein bindegewebiges Substrat der Clavicula (Cleidium) gefunden wurde (BROOM 1899), haben GÖTTE (1877) und C. K. HOFFMANN (1879) bei zahlreichen Placentaliern namentlich im sternalen Teil des Gebildes einen Knorpelstreifen beobachtet und beim Menschen die Angaben GEGENBAUR's bestätigt. Auch LEWIS (1902, p. 176) beschreibt bei menschlichen Embryonen eine Chondrifikation der Stelle, wo die Clavicula entsteht, und giebt an, daß der Knorpel etwas später auftauche als die Anlage der Coracoscapula und histologisch etwas anders aussehe als letztere.

Ob es sich in diesen Knorpelinseln um den Rest eines Procoracoides handelt, ist deshalb zweifelhaft, weil ein kontinuierlicher Zusammenhang mit der Coracoscapula nicht sichergestellt ist [2]).

Episternalknorpel. Die knorpelige Grundlage, welche in der Anlage des Episternum gelegentlich beobachtet wird (GÖTTE), ist ihrer Bedeutung nach trotz der großen ihr gewidmeten Litteratur noch unklar. Sie könnte einerseits auf das primäre Skelett bezogen werden, wobei entweder der primäre Schultergürtel oder das Sternum in Betracht kämen, andererseits eine Neubildung darstellen. Die Cartilago interarticularis des Sterno-claviculargelenkes wird entweder als Teil dieser Anlage oder als selbständige Bildung angesehen. GÖTTE (1877) und C. K. HOFFMANN (1879) halten außerdem einen Teil des Manubrium sterni wegen des Zusammenhanges mit dem Knorpelkern der Clavicula für ein Derivat des

1) Bei Monotremen besteht vor dem Coracoid ein knorpeliges Skelettstück, welches vielfach als Procoracoid angesehen wird. Leider ist dasselbe noch nicht ontogenetisch untersucht. — BROOM (1902) hält die Anlage des Ligamentum coracoclaviculare bei Beuteljungen der Marsupialier für ein Rudiment des Procoracoid.

2) Es existieren wohl Angaben über eine Kontinuität der indifferenten Anlagen (RATHKE, GÖTTE, HOFFMANN), aber nicht über Kontinuität des Knorpels, auf welche es allein ankommt. Es besteht deshalb die Möglichkeit, daß der Knorpel in den frühen Claviculararanlagen bei Mammalia (und Vögeln) rein sekundärer Natur sei, wie etwa die Knorpelkerne an solchen Stellen des Schädelskelettes, an welchen nach unseren Kenntnissen in der phylogenetischen Vorgeschichte kein Teil des Primordialcranium oder der Visceralbogen vorhanden gewesen ist (Knorpelkerne im aufsteigenden Ast des Unterkiefers der Säuger, Knorpel der Schläfenschuppe, des Stirnbeines namentlich bei Bildung der Geweihe und Stirnzapfen, Verwachsungsnaht des Gaumens u. a., auch Knorpel im Callus experimentell erzeugter Frakturen an Deckknochen, ferner Knorpelherde im Herzen etc.). Mit manchen dieser progredienten Knorpelinseln besteht auch insofern Aehnlichkeit als die Ossifikation hier wie dort in besonderer Art (metaplastischer Typus, s. u.) verläuft. Eine Entscheidung unter diesen verschiedenen Möglichkeiten zu treffen, ist Sache der Zukunft. Heute ist jedenfalls das bloße Vorhandensein von Knorpel in der Anlage eines Skelettteiles (solange unterstützende Momente topographischer Art oder dergl. fehlen) kein genügendes differentialdiagnostisches Merkmal für die Ableitung desselben vom primären Skelettgerüst. Es wird uns dies auch noch bei den überzähligen Elementen des Carpus und Tarsus beschäftigen.

Außer dem Knorpel in der Claviculararanlage wurden noch andere Elemente für Homologa des Procoracoides angesehen, so eine selbständig ossifizierende Knorpelpartie an der Basis des Processus coracoideus (HOWES 1893, auch SABATIER's (1897) etwas abweichende Auffassung rechnet mit diesem Kern), ferner Bindegewebsmembranen zwischen Clavicula und Coracoid (BROOM 1899).

primären Schultergürtels. Derartige vermutliche Abgliederungen des primären Schultergürtels wären unter dem Namen Praeclavium (Gegenbaur, Omosternum W. K. Parker) zusammenzufassen. Dagegen wären Abgliederungen des Sternum als Prosternum zu bezeichnen. Beim Menschen sollen die Ossa suprasternalia, welche sich knorpelig anlegen (G. Ruge 1880, Paterson 1901, 1902), Resten eines Prosternum, die Menisci des Sterno-claviculargelenkes Resten eines Präclavium entsprechen (Eggeling 1903; vergl. auch Paterson 1902).

Entwickelung von Ersatz- und Deckknochen des Schultergürtels.

Ossifikationen der Coracoscapula. Sie gehören zweifellos zu den Ersatzknochen (peri- und enchondrale Ossifikationen). Bei Amphibien verknöchert regelmäßig der scapulare Teil von einem isolierten Knochenkern aus, welcher als erster Kern überhaupt im Schultergürtel auftritt und sich von der Glenoidalgegend aus dorsalwärts vorschiebt, aber bei Urodelen immer noch einen meist beträchtlichen Teil der Scapula freiläßt. Letzterer wird dann als Suprascapula von der Scapula unterschieden, obgleich es sich, wie die Entwickelung zeigt, um morphogenetisch durchaus zusammenhängende Teile handelt. Bei Anuren kann allerdings die Suprascapula für sich verkalken oder verknöchern und frei gegen die Scapula beweglich werden.

Im Coracoidteil des Schultergürtels tritt bei den meisten Urodelen keine Ossifikation auf, wohl aber bei Anuren, welche dort einen selbständigen Knochenkern erhalten. Das Procoracoid ist bei Urodelen stets unverknöchert (bezügl. der Anuren siehe Clavicula bezw. Cleidium w. u.)

Da bei fossilen Amphibien (Stegocephalen) das Coracoid verknöchert war und bei manchen recenten Urodelen in demselben Ossifikationen gefunden werden (bei Siren ganz ähnliche wie bei Stegocephalen etc.), so beruht der Mangel des Coracoidknochens bei den meisten recenten Urodelen höchst wahrscheinlich auf Rückbildung.

Die Amnioten besitzen sämtlich Ossifikationen des Coracoides und der Scapula. Dieselben treten getrennt auf und bleiben es entweder zeitlebens oder verschmelzen später[1]). Reste des Knorpels erhalten sich bei manchen Lacertiliern noch im vorderen (kranialen) Teil des Coracoides (Gegenbaur's Procoracoid, z. B. bei Anguis fragilis).

Die Ossifikation dieser Partie kann vom Knochenkern des Coracoides ausgehen (Götte), bei anderen Formen jedoch von einem isolierten Knochenkern aus erfolgen (Gegenbaur). Der erstere Fall ist als Beweismittel für die Zugehörigkeit der betreffenden Zone zum Coracoid, der letztere für seine selbständige Bedeutung als Procoracoid angeführt worden. Das Auftreten von Knochenkernen ist aber im allgemeinen so

1) Im ersteren Fall besitzt die fertige Form eine Synchondrose (bei Fossilien scheinbare Trennung an dieser Stelle), im letzteren eine Synostose in der glenoidalen Zone. Namentlich bei Vögeln werden funktionelle Verschiedenheiten der mehr federnden Synchondrose und starren Synostose in Beziehung zum Flugvermögen ausgestaltet (erstere bei guten Fliegern, letztere bei Rückbildung des Flugvermögens). Die Rückbildung des Coracoides bei Mammaliern führt bei diesen regelmäßig zur Synostose.

schwankend, daß bindende phylogenetische Schlüsse nicht auf dasselbe zu gründen sind.

Eine knorpelige Suprascapula bleibt bei den Reptilien meistens noch ausgespart, bei Säugern jedoch nur in wenigen Ausnahmefällen (Monotremen, Ungulaten). An Stelle echter Verknöcherungen können Verkalkungen der Schulterblattränder zu einer nachträglichen Verbreiterung der Platte führen (z. B. Schwein). Treten starke Rückbildungen ein wie bei den schlangenartigen Sauriern, so bleibt schließlich die Ossifikation in der Ontogenese ganz aus. Es erhält sich dann nur ein knorpeliges Coracoid.

Die höhere Ausgestaltung der Scapula bei Amnioten äußert sich in der Ontogenese oft durch Vermehrung der Knochenkerne. Beim Menschen kommen zu den kanonischen Kernen des Coracoides (offenbar infolge der Reduktion verspätet und zwar erst im ersten Lebensjahr angelegt) und der Scapula (perichondral in der Nähe des Collum im 3. Fötalmonat auftauchend) noch mehrere Centren in der Gelenkpfannengegend, am inneren Rand der Scapula, Spina scapulae etc. hinzu (siehe Lehrbücher d. Entw. des Menschen und Speciallitteratur bei Schwegel 1858, Rambaud et Renault 1864, Bade 1899, Lambertz 1900 etc.)

Verspätetes Auftreten (die meisten zur Zeit der Pubertät), Variabilität und Beschränkung auf die höchsten Extremitätenformen charakterisieren die epiphysären Knochencentren als accessorische Bildungen, welche keinen tieferen historischen Wert besitzen [1]).

Clavicula (Cleidium). Diese Ossifikation kann hier nur kurz behandelt werden, weil das histiogenetische Problem wohl formuliert, aber m. E. mit den vorliegenden ontogenetischen Materialien nicht gelöst werden kann. Dasselbe ist deshalb wesentlich zur Zeit Gegenstand vergleichend-anatomischer Argumentation, welche hier nur gestreift werden soll.

Es handelt sich darum, ob die Clavicula (Cleidium) in der Umgebung des Procoracoides als Deckknochen oder in der Peripherie des genannten Knorpels selbst als Ersatzknochen (perichondral) entsteht. Entwickelungsgeschichtlich könnte man von vornherein versucht sein, gegen die Ersatzknochenhypothese einzuwenden, daß bei zahlreichen Tieren keine knorpelige Anlage des Procoracoides existiert und sich der Knochen doch bildet. Es ist jedoch von anderen Stellen des Wirbeltierkörpers her bekannt (z. B. von der Schädelverknöcherung, Gaupp 1901, p. 909), daß periostale Verknöcherungen manchmal in der individuellen Entwickelungsgeschichte keine knorpelige Grundlage erkennen lassen an Stellen, wo aus vergleichend-anatomischen Gründen ein knorpeliges Substrat in der Vorgeschichte einst vorhanden gewesen sein muß (z. B. das Chondrocranium). So läßt sich denn immer der Ausweg finden, daß da, wo der supponierte

1) Auch rückgebildete Ossifikationen, wie der Coracoidkern, können nachträglich unter besonderer funktioneller Beanspruchung wieder stärker auswachsen. So verlängert sich bei Fledermäusen das Coracoid zu einem Knochen von fast derselben Vollkommenheit wie das bei Vögeln bestehende ursprüngliche Coracoid, offenbar eine Folge ähnlicher Benutzung beim Fluge. Der differenzierte Ausgangspunkt ist jedoch am frühen synostotischen Zusammenhang mit der Scapula in der Ontogenese zu erkennen (Eimer 1901, p. 223). — Besondere Fortsatzbildungen wie das Acrocoracoid der Vögel, Uebergreifen von Ossifikationen auf benachbarte Bandapparate (Lig. coraco-acromiale etc.) und Besonderheiten des Acromion entstehen so spät, daß sie aus der eigentlichen Entwickelungsgeschichte ausscheiden und der Beschreibung fertiger Formen überlassen bleiben müssen.

Knorpel in der Ontogenie fehlt, eine totale Rückbildung desselben anzunehmen sei [1]).

Die ausganggebenden Objekte sind aber naturgemäß solche, bei welchen die für den Knochen in Betracht kommende Grundlage, das Procoracoid, als wohlentwickelter Knorpel außer Frage steht. Es sind das in erster Reihe die anuren Amphibien. Während sich hier bei der Verknöcherung des Coracoides der gewöhnliche Typus peri- und enchondraler Knochenbildung findet (Fig. 233a), zeigt sich

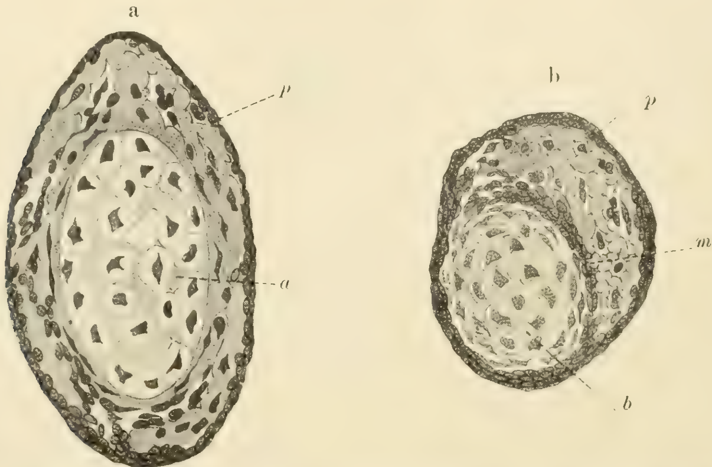


Fig. 233. Querschnitte durch die ventralen Spangen des Schultergürtels einer älteren Froschlarve (Rana esculenta). Nach Götte. a Coracoid. b Procoracoid.

bei dem benachbarten Procoracoid (von Rana und Bufo), eine rinnenförmige Knochenschale (Fig. 233b), welche einen auch im fertigen Zustand in dieser Form persistierenden Knochen liefert [2]). Der Knorpel, welcher also nur partiell von Knochen bedeckt ist, verkalkt später, verknöchert aber nicht. Zwischen ihm und der rinnenförmigen Knochenschale befindet sich eine Zwischenschicht von indifferentem Mesenchym (*m* Fig. 233b), welches bei typischen Ersatzknochen, wie etwa beim Coracoid desselben Stadiums (Fig. 233a), völlig fehlt. Außerdem sind Knorpel und Knochen von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben (*p*). Bei anderen Anuren umschließt die Clavicula (Cleidium) das Procoracoid ganz und dringt später auch in den Knorpel selbst als Ersatzknochen ein. Es findet sich dann beim ausgebildeten Tier an Stelle des Knorpels eine Markhöhle. Histologisch ist das hier entstandene Knochengebilde vom Coracoid nicht mehr zu unterscheiden.

Dieser Entwickelungsprozeß wird von Götte (1877) so gedeutet, daß die gemeinsame Hüllschicht von Knorpel und Knochen bei Rana (Fig. 223b *p*) das einheitliche Periost (Perichondrium) darstelle und

1) Ueber die Versuche, thatsächlich Rudimente des Procoracoides nachzuweisen, vergl. die kritische Darstellung p. 260, Anm. 1.

2) Schon Gegenbaur (1864) hatte den Knochen unabhängig vom Procoracoid entstehen sehen und giebt sogar an, daß anfänglich eine gewisse Entfernung zwischen beiden bestehe, welche sich mit fortschreitender Entwickelung verringere. Genauere Angaben machte dann Götte (1877, p. 535 f.), denen ich hier folge.

die genetische Zusammengehörigkeit beider Elemente darthue. Es ist das GÖTTE's Beweis für die Ersatzknochennatur (perichondrale Ossifikation) der Clavicula (Cleidium)

Auf die Zwischenschicht *p* wird dabei kein Wert gelegt und überall da, wo der Knorpel nicht erhalten ist oder eine ungewöhnliche Art der Verknöckerung (Metaplasie) stattfindet, dies durch eine Abkürzung der chondrostotischen Prozesse erklärt.

GEGENBAUR (1898) legt dagegen auf die gemeinsame Bindegewebshülle *p* keinen besonderen Wert, da es vorkomme, daß auch heterogenetische Anlagen, die sich sekundär zusammengefunden haben, von einer solchen umschlossen werden. Dagegen vindiziert er der Zwischenschicht *m* die größte Bedeutung. Sie ist für ihn ein ontogenetischer Beweis dafür, daß die Clavicula (Cleidium) in frühester Anlage mit dem Procoracoid nichts zu thun hat, vielmehr ein dermaler Belegknochen ist, welcher nur topographisch dem Knorpel nahe rückte [1]).

Gerade umgekehrt wie bei GÖTTE sind für GEGENBAUR die Fälle, in welchen die Clavicula (Cleidium) in das Procoracoid eindringt und dasselbe durch peri- und enchondrale Ossifikation ersetzt (manche Anuren, vielleicht manche Vögel, gewisse Säuger, s. u.) weitere Fortbildungen des Prozesses, welche einen allmählichen Ersatz des Procoracoides durch den ursprünglichen Belegknochen herbeiführen. Doch gelten ihm gewisse Eigentümlichkeiten dieser höher entwickelten Formen (frühes Auftreten der Ossifikation [7. Woche Homo], metaplastischer Typus) als Kennzeichen der besonderen Stellung der Ossifikation der Clavicula gegenüber derjenigen der Coracoscapula.

Wenngleich GEGENBAUR's Auffassung keine bindende ist, so ist

---

1) GÖTTE fand auch zwischen dem Knorpel der Suprascapula und einem ihr aufliegenden Knochenbelag eine ähnliche Zwischenschicht wie beim Procoracoid (*m* Fig. 233b). Es ist daraus jedoch kein zwingender Einwand gegen GEGENBAUR's Auffassung abzuleiten, da auch bei der isolierten Knochenbildung an der Suprascapula ein Belegknochen beteiligt sein könnte (Cleithrum oder Supracleithrale). Jedenfalls steht fest, daß die dem Procoracoid in Lage und Entstehung nächst stehende Partie des primären Schultergürtels, das Coracoid, die betreffende Zwischenschicht nicht besitzt.

GEGENBAUR stützt seine Argumentation übrigens wesentlich auf die Vergleichung der höheren Tiere mit den Fischen. Bei letzteren kommen in der Nachbarschaft des Schultergürtels Belegknochen vor (Clavicula, Cleithrum, Supraclaviculare, Supracleithrale), welche zum Teil zweifellose Integumentalverknöcherungen sind. Auch fossile Amphibien besaßen einen Hautpanzer (Stegocephalen), in welchem diese Deckknochen wieder zu erkennen sind. Schließlich hat die Ansicht mehrerer Autoren (OKEN, Anonymus, OWEN, STANNIUS, RÜTIMEYER, HUXLEY, W. PARKER, BOULENGER u. a.) Wahrscheinlichkeit, daß sie nämlich in dem Bauchschild der Schildkröten wiederkehren. (Bei diesen ist übrigens neben den Knochen des Bauchschildes Ossifikation des Procoracoides vorhanden.) So ergiebt sich für GEGENBAUR, FÜRBRINGER u. a. eine vergleichend-anatomische Reihe, welche aus successiven Stadien eines fortschreitenden Ersatzes von Teilen des primären Schultergürtels durch solche des sekundären besteht. Die Clavicula ersetzt zunächst das Procoracoid und schließlich durch funktionelle Ausschaltung auch das Coracoid.

Der Versuch ontogenetischen Nachweises dieser Anschauung hat mit der anderen Annahme zu rechnen, daß auch die übrigen Ossifikationen des Skelettsystems von GEGENBAUR, VROLIK, SAGEMEHL u. a. in letzter Linie als ehemalige Belegknochen angesprochen werden. Der Unterschied gegenüber Knochenbildungen wie dem sekundären Schultergürtel, der hier in Frage steht, würde danach nur auf einer graduellen zeitlichen Abstufung beruhen, indem jene primären Knochen in weiter zurückliegenden Zeiten sich in Ersatzknochen umgewandelt haben als die sekundären. Feine Unterschiede, wie diese, ontogenetisch zu erkennen, dazu reichen gegebenen Falles unsere Beobachtungsmittel meist nicht aus, wie auch die Genese der Schädelknochen vielfach erwiesen hat.

doch eine wesentliche Stütze für dieselbe in der Vergleichung entwickelter Formen gegeben, so daß ihr die größere Wahrscheinlichkeit zukommt (p. 267 Anm.).

Ich füge noch einige specielle Notizen über die Anlage der Clavicula (Cleidium) bei Amnioten hier bei.

Reptilien. Der Knochen legt sich entweder rinnenförmig an (manche Saurier nach Götte 1877, Wiedersheim 1892, Müller 1900) oder als cylindrischer Stab (Anguis nach Götte 1877, Lacerta nach Wiedersheim 1892, Sphenodon nach Schauinsland 1900). Er verknöchert von allen Teilen des Schultergürtels zuerst. Götte beschreibt eine von dem Markraum aus erfolgende sekundäre Apposition von Knochen und deutet diese als eine rudimentäre Art enchondraler Verknöcherung (Hinweis auf ein Procoracoid als Grundlage des Knochens vgl. p. 260). Doch wird von Schauinsland bei Sphenodon diese Apposition vom Markraum aus gänzlich in Abrede gestellt. — Obgleich fossile Krokodilier eine Clavicula besaßen, ist bei recenten auch ontogenetisch kein Rudiment einer solchen gefunden worden.

Vögel. Auch hier wurde angegeben (Götte, C. K. Hoffmann), daß die Anlage der Clavicula rinnenförmig sei. Neuerdings wird dies in Abrede gestellt (Kulczycki 1901). Es findet sich außerdem im mittleren Verbindungsstück der Claviculae jüngerer Tiere ein separater Apophysenkern. Ob derselbe enchondral oder aus der rein bindegewebigen Clavicularanlage entsteht, ist noch nicht sicher, und ebensowenig steht die Deutung dieses Knochenkernes fest [1]).

Säuger. Das größte Postulat ist hier eine mit modernen Hilfsmitteln durchzuführende vergleichende Untersuchung des histiogenetischen Aufbaues der Clavicula. Gegenbaur (1864, 1865) fand eine Metaplasie des Knorpels in Knochen an der Clavicularanlage von Homo. Götte (1877) und C. K. Hoffmann (1879) trafen bei anderen Säugern (Lepus, Mus, Talpa etc.) viel mehr Knorpelgewebe als beim Menschen an, leugnen jedoch für diese Tiere eine Metaplasie.

Bei Säugern mit rein pendelförmiger Bewegung der vorderen Extremität ist meist die Clavicula rückgebildet. Auch beim Menschen kommen angeborene, manchmal erbliche Defekte vor.

Episternum. Es besteht hier ein im einzelnen noch vielfach ungelöstes Problem, bei welchem uns derselbe Widerstreit der Meinungen wie bei dem Thema der Clavicula entgegentritt. Götte faßt die Ossifikation als Ersatzknochen auf rudimentärer knorpeliger Basis, Gegenbaur als Belegknochen auf. Beiden sind viele andere Autoren gefolgt [2]).

---

1) Er wurde von Huxley u. a. Hypocleidium genannt. W. K. Parker betrachtet ihn als Homologon des Episternum. Doch erheben Lindsay, Gadow, Gegenbaur, Fürbringer, Kulczycki u. a. dagegen Einspruch. Die letzteren Autoren sehen in dem spät auftretenden, variablen Knochenkern eine sekundäre, accessorische Ossifikation.

2) Götte und mit ihm C. K. Hoffmann, Wiedersheim u. a. leiten die von ihnen als Knorpelrudiment betrachteten paarigen Mesenchymstreifen (Fig. 230c **) von den sternalen Enden der Clavicularanlagen ab und erblicken deshalb im späteren unpaaren Episternalknochen ein abgegliedertes Konkrescenzprodukt beider primärer Schultergürtel. Für Gegenbaur, Fürbringer u. a. ist das Episternum das Homologon eines unpaaren Hautknochens gewisser Fische (Ganoiden, Crossopterygier), fossiler Amphibien (Stegocephalen) und Reptilien (z. B. Palaeohatteria) und der recenten Schildkröten (Entoplastron des Bauchschildes), welches sich als „dermales“ Sternum der dermalen Clavicula hinzugesellt hat. Clavicula und Episternum bilden nach ihnen den dermalen Brustschulterapparat und entstehen

Es erscheint aber eine noch weitere, dem Episternumproblem eigentümliche Schwierigkeit, welche in den Beziehungen zu gelegentlich vorkommenden knorpeligen Grundlagen besteht. GÖTTE und C. K. HOFFMANN glaubten allerdings, daß diese sämtlich Abgliederungen der knorpeligen Grundlage der Clavicula, also des Procoracoides seien (Praeclavium). Es ist jedoch höchst wahrscheinlich, daß außer solchen (deren Vorkommen als Knorpel nicht einmal völlig sicher ist) weitere Knorpelanlagen (bei Amphibien und Mammaliern) vorkommen, welche zum primären Sternum gehören (Prosternum). Es fragt sich, ob trotzdem das Episternum ein einheitlicher Knochen ist, welcher bei den einen Vertebraten Beziehungen zu Abgliederungen des Procoracoides, bei anderen zu solchen des Sternum gewonnen hätte. Dies wäre nach GEGENBAUR's Hypothese ebenso gut möglich, wie ein völliges Fernbleiben des Belegknochens von allen Knorpelbildungen. Es könnte sich aber auch um verschiedene Belegknochen handeln. Nach GÖTTE's Ansicht müßten in allen Fällen gänzlich verschiedene Ossifikationen vorliegen.

Es erscheint mir deshalb zweckmäßig, das Wort Episternum (s. Interclavicula, vgl. p. 257, Anm. 2) in solchen Fällen, in welchen eine bestimmte lokale Beziehung zu Knorpelanlagen nachgewiesen ist oder angenommen wird, mit Beiwörtern zu versehen, mit diesen jedoch keine histiogenetische Bedeutung zu verbinden. So nenne ich die Episternalanlage, welche in lokaler Beziehung zu knorpeligen Schultergürtelteilen getroffen wird, zonales Episternum; diejenige, welche dem knorpeligen Sternalapparat als Abkömmling der Rippen vergesellschaftet ist, costales Episternum; Episternum schlechthin bleibt dann reserviert für solche Anlagen, welche isoliert für sich auftreten.

Ich wende mich zu den einzelnen Befunden [1]).

Reptilien. Bei Sphenodon wurde keinerlei Beziehung des Episternum zu Knorpelanlagen gefunden (SCHAUINSLAND 1900, 1903, HOWES and SWINNERTON 1902). Es entwickelt sich in einem Mesenchymstreifen, welcher vom Acromialfortsatz der einen Scapula zu demjenigen der anderen zieht (Fig. 229a *cl*, p. 258), und in welchem seitlich jederseits die Ossifikation der Clavicula (Cleidium) erfolgt, etwas später als diese ein völlig isolierter, median liegender Knochenherd, welcher kaudalwärts in der Medianlinie auswächst. Es ist dies die Anlage des Episternum (Fig. 234a *Ep*). SCHAUINSLAND (l. c.) giebt an, daß trotz der Einheitlichkeit der Anlage Spuren einer Bilateralität zu bemerken seien, die später noch in einer medianen Rinne des Knochens sich erhielten. Doch ist eine solche Bedeutung derartiger Merkmale allemal zweifelhaft [2]). Kurz nach dem Auftreten des Episternum wachsen vom kranialen Ende

---

ontogenetisch als Belegknochen; Coracoscapula (mit Procoracoid) und Sternum dagegen sind Teile des knorpelig präformierten, also primären Brustschulterapparates und treten infolgedessen als Ersatzknochen auf.

1) Bei anuren Amphibien (Rana) verwachsen die beiden knorpeligen Prosternalia (vgl. p. 257). Die Ossifikation, welche sich bildet, ist ein costales Episternum. Nach WIEDERSHEIM (1892) und LIGNITZ (1897) ist es ein Ersatzknochen.

2) GÖTTE (1877, p. 515), WIEDERSHEIM (1892, p. 227) und MÜLLER (1900), p. 7 beschreiben bei Sauriern eine völlig getrennte paarige Anlage des Episternum (entgegen älteren Befunden von RATHKE 1850, p. 23). Bei fossilen Sauriern ist das dermale Episternum stets unpaar.

Fortsätze auf die Clavicularknochen (Cleidia) zu. Indem sich auch letztere in der Richtung auf jene verlängern, kommt es zur Berührung (Fig. 234b) und bei erwachsenen Tieren auch manchmal zur

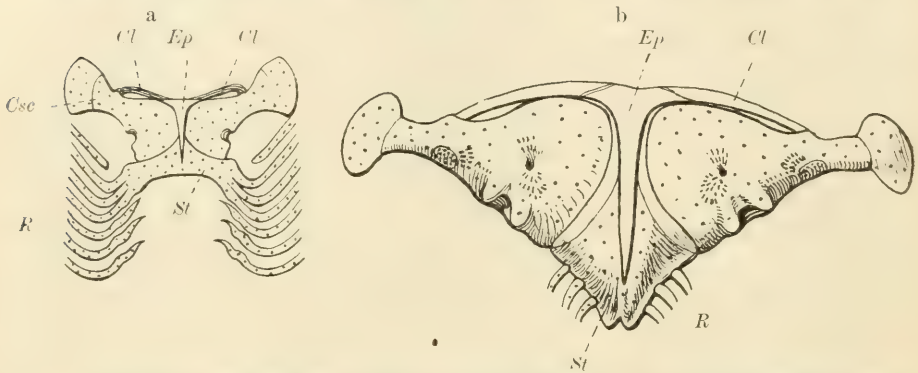


Fig. 234. Zwei mittlere Stadien der Entwickelung des Schulterapparates von Sphenodon. *csc* Coracoscapula. *cl* Clavicula. *ep* Episternum. *St* Sternum. *R* Rippen. Nach Schauinsland.

Synostose dieser Knochen. Die Konkrescenz ist also hier in der Ontogenese etwas Sekundäres.

Nach diesen Beobachtungen haben wir es bei Sphenodon mit einem Episternum schlechthin zu thun. Bei Eidechsen haben jedoch Götte, C. K. Hoffmann und Wiedersheim ein indifferentes Mesenchym, um welches sich der Knochen rinnenförmig anlegt, beschrieben und dies als Knorpelrudiment gedeutet. Da der betreffende Mesenchymstreifen (Fig. 230c **, p. 258) mit der ebenfalls als Knorpelrudiment bezeichneten Mesenchymleiste der Clavicula zusammenhängt, wird von jenen Autoren weiterhin behauptet, daß das Episternum der Reptilien der Ersatzknochen eines Schultergürtelabkömmlings sei. Müller (1900) findet jedoch bei Anguis, daß hier das Episternum viel früher auftritt, als Götte angab, und zwar bevor die Claviculararanlagen bis zur Medianlinie des Körpers vorgedrungen sind. Auch W. K. Parker (1868, p. 99) und Leydig (1872, p. 35) hielten die Episternalanlagen für selbständig.

Vögel. Von W. K. Parker ist ein zonales Episternum angegeben worden. Doch ist dieses sehr zweifelhaft (vgl. p. 262)

Säuger. Bei Monotremen scheinen zonale und costale Episterna nebeneinander vorzukommen. Unsere entwickelungsgeschichtlichen Kenntnisse sind jedoch hier noch lückenhaft (vgl. p. 263).

β. Die Entwickelung des Beckens.

Die Entwickelung des Beckens verläuft bei allen Wirbeltieren in einfacher, übersichtlicher Weise. Es bestehen deshalb auf diesem Gebiet keine so einschneidenden Kontroversen wie bei dem vorhergehenden Abschnitt. Vielmehr sind gerade durch die ontogenetische Behandlung einige früher strittige Fundamentalfragen (Pubis der Vögel etc. betreffend) zu einer glücklichen Lösung geführt worden. Im Detail bedarf freilich noch manches genauerer Durcharbeitung.

Früheste Anlagen (Vorknorpel und Knorpel). Wie beim Schultergürtel erfolgt die vorknorpelige Anlage des Beckens in der rechten und linken Körperhälfte in einem Guß und zwar in continuo mit dem Skelett der freien Gliedmaße. Erst später wachsen

die Fortsätze, welche vom glenoidalen Teil des Elementes dorsal- und ventralwärts fortschreiten (Fig. 235, *Il.*, *Isch.*, *Pub.*), soweit aus, daß es in der ventralen Medianlinie zur Symphysenbildung kommt (sofern eine solche nicht ausbleibt wie z. B. fast stets bei Vögeln) und daß später Verbindung mit dem Achsenskelett und dessen Anhängen (Rippen. Wirbelfortsätzen oder Sacralwirbeln selbst) gewonnen wird.

Die erste Sonderung erinnert insofern an die Frühdifferenzierung des Beckenbogens bei Fischen, als die Ausgestaltung des dorsalen Teiles (Ileum) mit all seinen Besonderheiten erst spät auftritt, die Frühform dagegen übereinstimmt mit dem einfachen dorsalen Fortsatz des pterygialen Beckens. Da letzterer bei Knorpelfischen fast stets reduziert wird, sind die ausgebildeten Formen des Beckens bei Land- und Wassertieren auf entgegengesetzten Entwickelungsbahnen fixiert. Bei terrestren Tieren speciell ist die Verbindung des Ileum mit dem Sacrum wohl eine Folge der erhöhten Inanspruchnahme der Extremität als Stützorgan, da sie in erster Linie beim Vorwärtsschieben des Körpers Verwendung findet. — Die ventrale Vereinigung der Beckenplatten bei Fischen ist viel ausgeprägter als bei Tetrapoden. Bei letzteren findet dagegen eine Spaltung dieser Zone statt (Fig. 235, *Pub.* und *Isch.*). Ueber diese s. w. u.

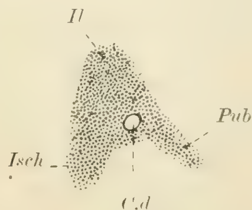


Fig. 235. Vorknorpelige Beckenanlage eines Vogelembryos (Podiceps cornutus). *Il* Proc. iliacus. *Isch* Proc. ischiadicus. *Pub* Proc. pubicus. *C.d* Canalis diazonalis. Nach MEHNERT.

Die Chondrifikation setzt mit separaten Centren innerhalb des einheitlichen Vorknorpelstratums ein. In weitaus den meisten Fällen [1]) wird für jedes Beckenantimer eine gesonderte Anlage angegeben, so daß symphysäre Synchondrosen erst sekundär zu stande kommen (wenn überhaupt solche sich bilden). Innerhalb einer jeden Körperhälfte selbst herrscht noch Unsicherheit über die Lokalisation der frühen Knorpelcentren. Bei Amphibien und Reptilien werden von verschiedenen Autoren [2]) entweder ein einheitliches Centrum oder

1) Gelegentlich, wie in dem von MEHNERT (1897, p. 70) beschriebenen Fall von Emys lutaria taurica, kann auch der Knorpel (und selbst der Vorknorpel) beider Beckenhälften von vornherein als eine Einheit auftreten. Die Symphysenkonkrescenz ist dann in der Ontogenie übersprungen (Konnascenz); denn bei nah verwandten Tieren findet sich der übliche Gang, bei welchem anfänglich getrennte Anlagen erst sekundär verschmelzen.

2) Einen einheitlichen Beckenknorpel fanden jederseits bei Amphibien (Triton) BUNGE (1880), bei Rhynchocephaliern (Sphenodon) SCHAUINSLAND (1900, 1903), HOWES and SWINNERTON (1901, 1902) bei Cheloniern und Crocodiliern RATHKE (A. L. III[8], 1848), bei Lacertiliern BUNGE (1880). A. JOHNSON (1884, p. 13) hat auch beim Hühnchen eine einheitliche Anlage gesehen. WIEDERSHEIM (1892) giebt dagegen für Urodelen (Species?) an, daß successive zwei getrennte Knorpelcentren auftreten, das erste im ventralen Teil (Puboischium), das zweite im dorsalen Teil (Ileum) der Beckenanlage. MEHNERT (1890) fand bei Emys eine separate Anlage des Ileumknorpels. Aber auch Ischium- und Pubisknorpel waren an ihrem acetabularen Ende voneinander isoliert (über die Konkrescenz in der Bauchmittellinie siehe Anm. 1). WIEDERSHEIM (1889, 1892) wiederum hat bei anderen Schildkröten (Chelone imbr.) drei völlig isolierte Knorpel gesehen. Dasselbe fand dieser Autor bei Lacertilier- und Crocodilembryonen. — Bei Vögeln ist das Hühnchen besonders lehrreich. Es scheinen hier alle 3 Möglichkeiten vorzukommen: 1) einheitliche Anlage, A. JOHNSON (1884), siehe oben; 2) zwei Centren (eines im Pubis, eines für Ischium + Ileum), A. BUNGE (1880), MEHNERT (1888) (letzterer für die Mehrzahl der Fälle); 3) drei separate Centren (für Ischium, Pubis

mehrere separate Knorpelpunkte beschrieben. Bezüglich der Vögel und Säuger herrscht in der Litteratur[2]) ziemliche Uebereinstimmmung darin, daß mehrere frühe Centren diskontinuierlich auftreten. Doch schwanken die Angaben über Zahl und Lage derselben je nach der untersuchten Species (und sogar individuell) oft beträchtlich, wie namentlich bei Vögeln durch Mehnert (1888) nachgewiesen wurde. Es fragt sich, ob nicht auch bei Amphibien und Reptilien derartige Schwankungen vorkommen und die Differenzen der Befunde zum Teil erklären. Jedenfalls kann ich den wechselnden Centrierungen des Knorpels hier ebensowenig wie anderswo eine besondere phylogenetische Bedeutung beimessen.

Ueber die zeitliche Differenz zwischen der Anlage des Beckens und derjenigen des Femur existieren auch recht verschiedene (und dabei in der Litteratur sehr verstreute) Angaben. Ich hebe hervor, daß Wiedersheim (1892) sowohl für das Vorknorpel- wie das Knorpelstadium betont, es lege sich allemale das distale Extremitätenskelett früher an als das Becken, daß er bei der Chondrifikation sogar in einigen Fällen (Anuren, Crocodilier) im Unterschenkel früher hyaline Grundsubstanz beschreibt als im Becken. Im Einzelfall stimmen andere Autoren (z. B. Mehnert) damit überein. Strasser (1879, p. 296) dagegen sah bei Urodelen den Beckenknorpel früher auftreten als den Femurknorpel. Vielfach wird auch die Frühanlage von Becken und distalen Skelettteilen als synchron beschrieben. Jedenfalls scheint das zeitliche Vorangehen distaler Teile in der Differenzierung, welches bei der vorderen Extremität selten ist, bei der hinteren häufiger aufzutreten.

Formentwickelung des Beckens. Amphibien. Anfangs bildet sich eine einheitliche, ventral gelegene Platte. Bei Urodelen schließt dieselbe später beim Herabwachsen nach der Bauchmittellinie hin den Nervus diazonalis (obturatorius) ein [1]), während sie bei Anuren

---

und Ileum), Mehnert (1888) (in einem Falle). Bei allen untersuchten wildlebenden Vögeln fand Mehnert l. c. drei isolierte Centren; dasselbe gaben W. K. Parker (1868) und Wiedersheim (1892) an. Zehnter (1890, p. 30) findet bei Cypselus einen einheitlichen Knorpelkern für Pubis + Ischium. — Bei Mammaliern ist in vielen Fällen die Anlage dreier isolierter Centren gefunden worden [Schaf, Katze, Kaninchen und Maus, s. Mehnert (1889), Wiedersheim (1892)], beim Menschen dagegen ein separater Knorpelkern für das Pubis und ein zweiter für Ileum + Ischium (E. Rosenberg 1876, A. Bunge 1880). Petersen 1893 fand auch bei Homo drei separate Centren.

Bei separaten Knorpelkernen erfolgt später regelmäßig eine Verwachsung zu einem einheitlichen Ganzen. Dabei sind die mannigfachsten Variationen beobachtet, sei es, daß die Konkrescenz synchron erfolgt oder bald dieser, bald jener Chondrifikationspunkt sich zuerst mit seinem Nachbar verbindet.

Die Bedeutung, welche Mehnert (1889, p. 108) dem isolierten Auftreten dreier separater Knorpelkerne bei so verschiedenen Tiergruppen wie Vögeln und Säugern zuschrieb, kann ich angesichts dieser großen Variabilität nicht anerkennen und seinen Schluß nicht teilen, daß diese Dreiteilung von der Stammgruppe der Amnioten herrühre und sich aus Zusammensetzung des Beckens derselben aus drei Strahlen herleite. Mit ähnlichem Rechte könnten alle diskreten Knorpelcentren der Querglieder in den Radien der Fischflossen, die einzelnen Chondrifikationspunkte des Schädels u. dergl. m. phyletisches Bürgerrecht beanspruchen. Die Einheitlichkeit der Knorpelanlage, welche Mehnert irriger Weise als caenogenetische Konnascenz deutet, ist für mich, entsprechend dem einheitlichen vorknorpeligen Stadium bei allen Vertebraten und entsprechend dem einheitlichen knorpeligen Stadium bei den Fischen das primitive Ausgangsstadium. Die separierte Verteilung des Knorpels tritt um so regelmäßiger in der Ontogenie auf, je differenzierter die Bestandteile des Beckens sich gestalten (höhere Amnioten). Auch dies deutet auf das Sekundäre dieses Prozesses.

1) A. Bunge 1880, Mehnert 1890, Wiedersheim 1892, A.

einheitlich bleibt (die Nerven verlaufen hier sämtlich prä- oder postzonal). Die Vereinigung der beiderseitigen Beckenanlagen in der Medianlinie erfolgt manchmal inkomplett oder gar nicht, in den meisten Fällen jedoch wohl und zwar bei Urodelen kranio-kaudalwärts fortschreitend, bei Anuren gerade in umgekehrter Richtung. Die einheitliche Knorpelplatte wächst nach oben in einen dorsalen, an einer Sacralrippe Befestigung gewinnenden Fortsatz, die Pars iliaca, aus.

Bei der Ossifikation kommt ein separater Knochenherd im Ileum und ebenfalls nur ein einziger in der ventralen Platte, speciell im kaudalen Teil derselben zur Anlage. Die ganze vordere (kraniale) Partie der letzteren erhält sich in den meisten Fällen als hyaliner Knorpel. Bei Urodelen ist der Nerv von solchem umgeben. Alle Ossifikationen sind reine Ersatzknochen. Belegknochen wurden nicht beobachtet.

Man betrachtet jetzt wohl allgemein die einheitliche ventrale Partie des Amphibienbeckens als Homologon der Pars pubica + Pars ischiadica des Beckens höherer Formen und den konstanten Knochenkern im kaudalen Teil als Beginn der Differenzierung eines Ischium [1]).

Reptilien[2]). Die Formentwickelung verläuft in derselben Weise wie bei Amphibien. Statt eines ventralen Fortsatzes entstehen jedoch von vornherein deren zwei, ein kranialer Processus pubicus und ein kaudaler Proc. ischiadicus. Sie sind durch die Incisura pubo-ischiadica voneinander getrennt (Fig. 236a). Bei Lacertiliern bleibt die

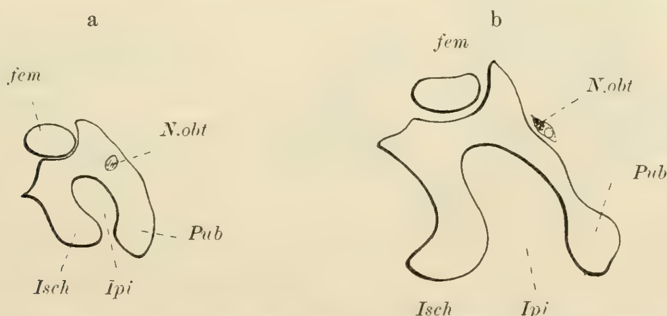


Fig. 236. Zwei Stadien der Beckenentwickelung von Lacerta vivipara. Zeichenerkl. siehe Fig. 235. *N.obt.* Nervus obturatorius. *Ipi.* Incisura pubo-ischiadica. *fem* Femur. Nach Bunge.

Incisur als solche zeitlebens bestehen. Doch ändert das Pubis seine anfangs transversale Stellung (Fig. 236a) derart, daß es später schräg kranialwärts mit dem freien ventralen Ende verschoben ist (Fig. 236b). Die Incisura pubo-ischiadica wird dadurch erweitert. Zwischen den gleichnamigen Beckenbestandteilen der beiden Körperhälften tritt zuletzt eine symphysäre Synchondrose hinzu. Bei Sphenodon schließt sich an die Symphysenbildung das Auswachsen medianer Fortsätze an, welche in der Incisur einander zugewendet sind (Fig. 237). Schließlich treten sie nach Schauinsland durch ein Ligament miteinander in Verbindung. Bei Landschildkröten geht der Prozeß noch weiter. Im

1) Aeltere Auffassungen, welche in der ventralen Beckenpartie lediglich ein Ischium erblicken wollten, sind auch von ihren ursprünglichen Vertretern verlassen.

2) Ich folge A. Bunge (1880) für Lacertilier, Schauinsland (1900, 1903) und Howes and Swinnerton (1901, 1902) für Sphenodon, Mehnert (1890) für Schildkröten.

Anschluß an ein freies getrenntes Herabwachsen von Pubis und Ischium (Fig. 238a) erfolgt ein Zusammenschluß beider Teile in der Median-

Fig. 237.

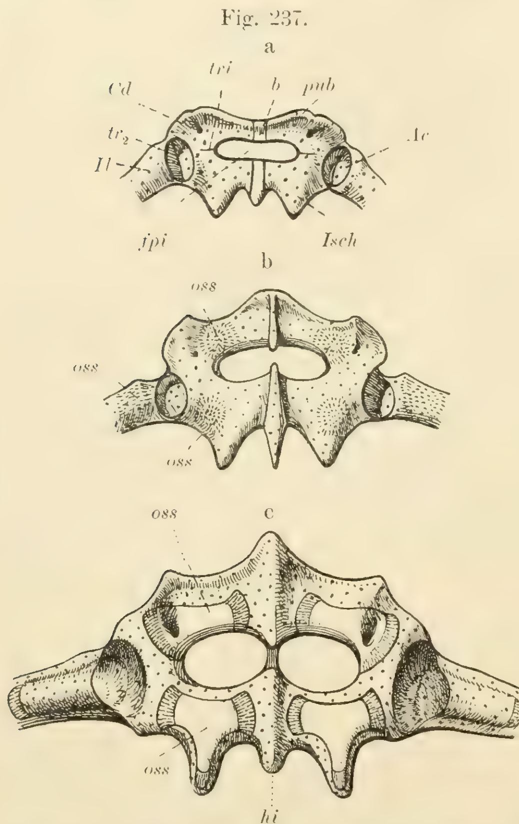


Fig. 238.

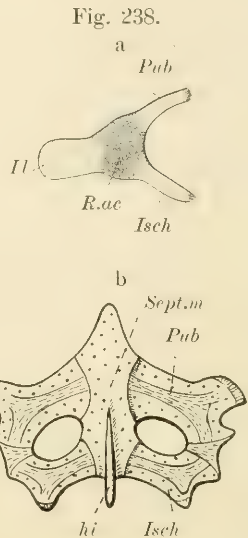


Fig. 237. Drei ältere Entwickelungsstadien des Beckens von Sphenodon. Das Ileum künstlich nach abwärts gebogen. Zeichenerkl. wie bei den vorigen. *b* Bindegewebige Zwischenstücke zwischen Pubes und Ischia. *fpi* Foramen pubo-ischiadicum. *oss* Ossifikationscentren. *tri* Trennungslinie zwischen Pubis und Ischium. *tre* dasselbe zwischen Ileum und Puboischium. *hi* Hypoischium, *lmp* Ligamentum medianum pelvis. Nach Schauinsland.

Fig. 238. Anfangs- und Endstadium der Beckenentwickelung von Emys lutaria. Zeichenerkl. siehe vorige Figg. und Text. *R. ac* Regio acetabuli (noch aus Vorknorpel bestehend). Nach Mehnert.

linie durch eine breite, hyalinknorpelige Spange[1]) (Fig. 238b, Sept. med.). Dasselbe ist nach Howes and Swinnerton (1901) auch bei Sphenodonembryonen der Fall.

In der späteren Entwickelung treten bei Reptilien allgemein drei Ossifikationsherde auf, je einer im Ischium, Pubis und Ileum. Sie entwickeln sich als typische Ersatzknochen. Belegknochen finden sich nicht.

Der Nervus diazonalis (s. obturatorius) wird bei Lacerta von dem herabwachsenden Processus pubicus umschlossen und liegt hier (auch

1) Bei Seeschildkröten bleibt die Incisura puboischiadica zeitlebens bestehen. — Bei Crocodiliern löst sich sekundär der Processus pubicus am acetabularen Ende aus dem gemeinsamen Beckenknorpel heraus, so daß nach erfolgter Ossifikation Ileum und Ischium allein die Pfanne bilden.

bei Sphenodon) in einem besonderen Canalis diazonalis[1]) (Fig. 236, 237). Bei Schildkröten dagegen liegt der Nerv von vornherein in der Incisura (bezw. Foramen) pubo-ischiadica. Ein besonderer Canalis diazonalis kommt hier nicht zur Anlage. Es ist bisher kein ontogenetisches Faktum bekannt, aus welchem zu ersehen wäre, ob der Canalis diazonalis sich ursprünglich von der Incisura pubo-ischiadica ablöste und dadurch selbständig wurde (Lacertilier, Rhynchocephalier, Krokodile), oder ob umgekehrt ein anfänglich selbständiger Canalis diazonalis sich nachträglich mit der Incisur vereinigte (Schildkröten).

Da eine Verschiebung von Nervenkanälen im Extremitätengürtel der Fische ontogenetisch bekannt ist (p. 201, Anm. 2) und bei Reptilien der fragliche Nerv in verschiedenen Entwickelungsphasen eine differente Lage zum Becken einnimmt (Fig. 236a, b), so ist durchaus die Möglichkeit einer Beziehung zwischen Canalis diazonalis und Incisura puboischiadica vorhanden. Ich halte es für verfehlt, wie Bunge (1880) u. v. a. thun, aus dem ontogenetischen Faktum, daß bei Lacerta der Kanal außerhalb der Incisura puboischiadica entsteht, den Schluß zu ziehen, daß auch phylogenetisch keine Beziehung bestanden haben könne. Das Gleiche gilt für die weiteren, darauf fußenden Ableitungen, daß nämlich der Canalis diazonalis ausschließlich homolog dem Nervenkanal der Urodelen, die Incisura puboisch. dagegen eine den Amnioten eigene Neubildung sei. Ebensogut wäre es möglich, daß sich das Nervenloch der Urodelen, welches übrigens gerade so wie das For. puboisch. durch Herabwachsen des Skelettes zu Seiten des Nervenstammes und nachträgliches Umschließen desselben entsteht, in dieser Entwickelungsphase von vornherein erweitert und sich dadurch zur Incisura puboisch. und später zum gleichnamigen Foramen umgestaltet hätte. Der Nerv selbst könnte dann bei anderen Reptilien seine eigene Bahn eingeschlagen haben. Die Ontogenese läßt das zur Zeit im Dunkeln; sie entscheidet speciell die Frage nicht im Sinne der ersteren Annahme[2]).

Vögel. Auch hier ist, wie bei Reptilien, der dreistrahlige Typus (Proc. iliacus, pubicus und ischiadicus) der Frühanlage des Beckens sehr deutlich. Während der Verknorpelung erleidet jedoch das Pubis eine Drehung um sein acetabulares Ende, so daß der Fort-

---

1) Da es sich um ein durchgängiges Nervenloch handelt, vermeide ich den oft gebrauchten Ausdruck Canalis obturatorius.

2) Der eigentümliche Befund beim Pubis der ausgebildeten Crocodilier, welches dort als separater Knochen besteht, hat eine Zeit lang viele Autoren veranlaßt, das oben als Ischium bezeichnete Skelettstück als Pubis oder Pubo-Ischium zu deuten, den isolierten Knochenstab jedoch als ein den Reptilien eigentümliches Gebilde aufzufassen (Gorski, M. Fürbringer, Leydig, Seeley, Baur). Das letztere wurde wieder in verschiedener Weise abgeleitet (als Fortsatz des Ileum, Os pyramidale etc). Die von Cuvier bereits vertretene, dann von C. K. Hoffmann, Bunge, Mehnert, neuerdings auch von Wiedersheim und Gegenbaur acceptierte Auffassung, welcher ich oben gefolgt bin, sieht bei allen Reptilien in den fraglichen Teilen ein Pubis und Ischium. Denn in der frühesten Anlage verhalten sie sich völlig gleich. — Bei fossilen Reptilien (Dinosauriern) ist ein dritter ventraler Fortsatz des Beckens vorhanden, welcher wegen der auch bei Vögeln vorkommenden Dreizahl besondere Beachtung gefunden hat. Er wird als Auswuchs der Pubis gedeutet und, je nachdem der vorderste oder mittlere der drei Fortsätze als ursprüngliches Pubis aufgefaßt wird, Postpubis (Marsh 1878, 1881, 1894 B etc.) oder Präpubis (s. Proc pubis anterior, s. Proc. pectineus, Huxley 1888, Dames 1897) genannt. Die ontogenetischen Verhältnisse der Vögel haben gelehrt, daß der 3. ventrale Beckenfortsatz der letzteren nicht auf die Organisation bei Dinosauriern, wie man diese auch deuten möge, zurückführbar ist, da sich bei Vögeln der dritte Fortsatz vom Ileum aus entwickelt.

satz später kaudalwärts gerichtet ist. In Fig. 239 ist aus dem ursprünglich (wie in Fig. 235) nach vorn kranialwärts verlaufenden Stab *Pub* bereits ein transversal liegender, in Fig. 240c ein kaudalwärts gerichteter [*c*] geworden. Es kann schließlich das Pubis mit dem Ischium partiell verschmelzen und dadurch zwischen ihnen ein Foramen puboischiadicum (wie bei den Reptilien) entstehen.

In der späteren Entwickelung bildet sich noch ein ventraler Fortsatz des Ileum (eine Spina ilei), welcher vielfach für das eigentliche Pubis gehalten wurde. Doch redet hier die Entwickelung eine unzweideutige Sprache. Es ist ein zunächst vorknorpeliger Auswuchs des Ileum, der auch vom Ileum aus verknorpelt. Schließlich geht auch die Ossifikation, wie übrigens schon lange bekannt war, vom Ileum aus. Verbindungen mit dem Pubis bei Carinaten kommen in der Entwickelung erst nachträglich zu stande.

Fig. 239.

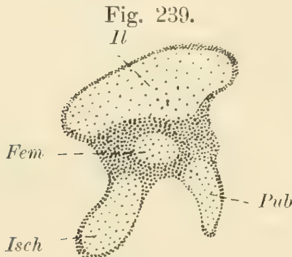


Fig. 239. Becken von Larus ridibundus mit Knorpelcentren. Nach Mehnert.

Fig. 240.

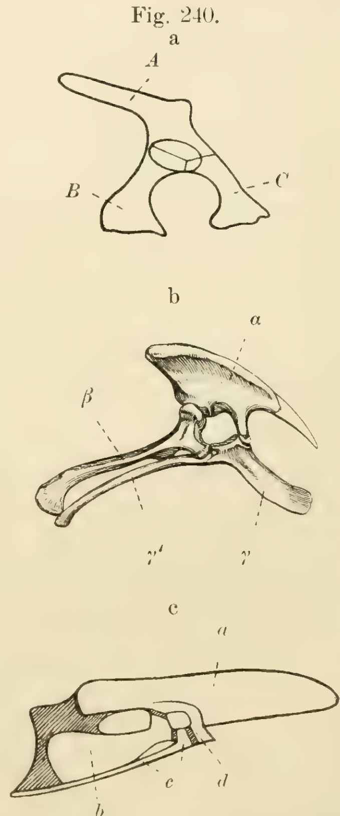


Fig. 240. Beckenskelett eines Vogelembryos (a), eines fossilen Dinosauriers (b) und eines ausgewachsenen Vogels (c). Zeichenerklärung s. Anm. 1 (a und c nach Mehnert, b nach Marsh)[1]).

Dagegen kommt bei Ratiten außer dem Fortsatz des Ileum noch ein solcher des Pubis vor (Mivart 1880, Sabatier 1880, Mehnert 1888).

1) Die äußere Aehnlichkeit des Beckens der Dinosaurier und ausgewachsenen Vögel brachte viele Autoren (Hulke, Marsh, Huxley u. a.) dazu, den Fortsatz *c* mit γ' (Fig. 240b und c) zu homologisieren und in der kleinen Spina *d* einen Rest des bei Dinosauriern wohlentwickelten Fortsatzes γ zu sehen. Marsh, der γ als Pubis, γ' als Postpubis bezeichnet (s. Anm. 2, p. 275), glaubt deshalb, daß bei recenten Reptilien (Fig. 240a) das Postpubis rudimentär und lediglich das Pubis entwickelt sei, daß bei Vögeln andererseits (Fig. 240c) das Pubis bis auf den kleinen Fortsatz *d* unterdrückt und hauptsächlich das Postpubis ausgebildet sei. Diese Hypothese ist widerlegt durch den Nachweis von Bunge (1880) und Mehnert (1888) (mit welchen in der thatsächlichen Beobachtung auch A. Johnson 1883 übereinstimmt), daß in der Ontogenese anfänglich das Pubis in der Lage von *C* wie bei Reptilien (Fig. 240a) auswächst, dann aber nach hinten rotiert und dadurch in den Fortsatz *c* (Fig. 240c) successive verwandelt wird. Ich folgte deshalb oben der Darstellung der letztgenannten Autoren, insbesondere Mehnert, welche die ältere Auffassung von Meckel (1825) und Cuvier (1835) wieder herstellte.

Es ist noch nicht ontogenetisch untersucht, ob dieser etwa mit dem Auswuchs des Ileum vereinigt einen vorderen Fortsatz des Beckens bildet. Baur (1885, p. 614) hat es aus einer Trennungslinie in dem fraglichen Gebilde eines jungen Kasuar geschlossen, Mehnert (1888, p. 282) ist dagegen mehr für eine komplette Homologie des vorderen Fortsatzes beim Carinaten- und Ratitenbecken eingetreten. Auf die Ansichten derjenigen Autoren, welche auch bei Carinaten eine Beteiligung des Pubis an dem Aufbau des vorderen Fortsatzes behaupten oder in letzterem einen selbständigen vierten Beckenbestandteil erblicken, gehe ich nicht ein, da mir die genealogische Ableitung durch die Ontogenie in der oben dargelegten Weise hinreichend geklärt erscheint.

Sekundär vergrößert sich das Ileum der Vögel außerordentlich und gewinnt, um den aufrechten Gang zu ermöglichen, eine sehr breite, prä- und postacetabulare Verbindung mit der Wirbelsäule. Die mit den einheitlichen Ilea beiderseits zusammenhängenden Wirbel verschmelzen, sobald sie durch diesen Zusammenhang die Möglichkeit, sich gegeneinander zu bewegen, verloren haben. Die ausgewachsene Form zeigt hier noch mannigfaltige andere hohe Differenzierungen.

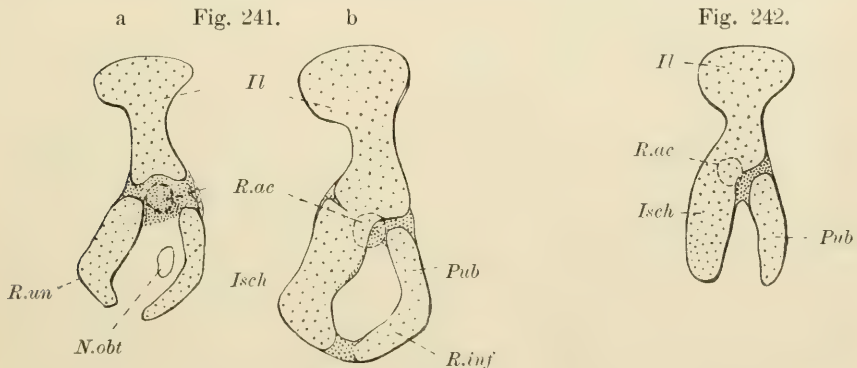


Fig. 241. Zwei Stadien der Beckenentwickelung beim Schaf. Nach Mehnert. *Il* Ileum. *R.sup* und *inf.pub* auf- und absteigender Schambeinast. *R.un.isch* Ramus uniens ischii. *R.ac* Regio acetabuli.

Fig. 242. Beckenanlage eines Kaninchenembryos. Nach Mehnert.

Säuger. Wie bei allen Amnioten entsendet die Beckenanlage einen dorsalen Fortsatz (Ileum) und zwei ventrale (Ischium und Pubis [Fig. 241a]). Die beiden ventralen vereinigen sich nachträglich in der Art, daß vom ventralen Ende des Ischium ein Fortsatz auf das von Anfang an kaudalwärts gebogene Pubis auswächst und mit ihm (häufig nur inkomplett) verschmilzt (Fig. 241b). Mehnert (1898), dem ich in der Beschreibung folge, nannte den Auswuchs Ramus uniens ischii. Bei Vögeln und Säugern ist der Nervus diazonalis (s. obturatorius) von vornherein in der Incisura pubo-ischiadica (bezw. in dem gleichnamigen Foramen) gelegen.

Die Vereinigung der drei Knorpelstrahlen im Acetabulum erfolgt mit besonderen Fortsätzen, welche teils dünne Platten sind und den Boden der späteren Pfanne bilden, teils dickere Wülste darstellen und sich zum Pfannenrand ausgestalten. Während bei Vögeln auch zwischen Pubis und Ischium Wülste auftreten, fehlen sie hier bei Säugern.

Der Ausfall bewirkt die Incisur, welche das Ligamentum teres in sich einschließt (bei Monotremen jedoch kompletter Pfannenrand).

Von Welcker ist bekanntlich die Entstehung der Incisur im Pfannenrand und die Einwanderung des Ligamentum teres in das Acetabulum als Folge der veränderten Körperstellung bezeichnet worden. Die ontogenetischen Thatsachen verraten zur Zeit von einem solchen Kausalnexus nichts, da im wesentlichen der fertige Zustand von vornherein zur Anlage kommt.

Beim Kaninchen ist das Pubis schon in der ersten Anlage vom Hüftgelenk ausgeschlossen (Fig. 242). Die Selbständigkeit erinnert an ähnliche Verhältnisse bei Krokodilen (s. o.), ohne daß deshalb eine genetische Beziehung anzunehmen wäre (Gegenbaur dachte an eine solche, hält aber neuerdings [1898, p. 561] die Uebereinstimmung für eine Konvergenzerscheinung).

Die Ossifikation des Beckens liefert, wie bei allen übrigen Amnioten, den typischen Ersatzknochen, der an 3 Punkten (Os ilei, ischii, pubis) separat auftritt. Ueber die zeitliche Folge beim Menschen und die zahlreichen sekundären Ossifikationen vergl. Lehrbücher d. Entw. des Menschen und Röntgenlitt. (z. B. Lambertz 1900, Bade 1900).

Bei Reduktionen des Beckens bleiben die ventralen Teile (Pubis und Ischium) am längsten erhalten (Cetaceen, Sirenen), wohl als Folge von Beziehungen zum Genitalapparat[1]).

Vergleich der Becken- und Schultergürtelentwickelung. Wenn wir einen kurzen Rückblick auf die wesentlichen, in den vorhergehenden Kapiteln mitgeteilten Thatsachen werfen (ohne hier auf die kritische Beurteilung des einzelnen zurückzukommen), so ergiebt sich eine sehr ausgesprochene Parallelität zwischen der Entwickelung des Schultergürtels und Beckens. Die vorknorpelige Anlage ist bei beiden eine einheitliche, und von der primären glenoidalen Partie wird dorsalwärts ein Fortsatz (Scapula-Ileum), ventralwärts deren zwei (Coracoid-Ischium, Procoracoid-Pubis) entsendet. Die ventralen Fortsätze einer Körperseite können bei beiden Gürteln entweder in der Medianlinie mit einander verwachsen und dadurch aus der zwischen ihnen liegenden Incisur ein Foramen erzeugen[2]) oder

1) Bei vielen Säugern übernimmt das Pubis allein die Symphysenbildung; die Symphysis ischii kommt nicht mehr zur Ausbildung. Auch die Symphysis pubis kann rückgängig werden (Insectivoren, Leche 1880). Doch erhält sich bei Talpaembryonen ein Knorpelstreif als Verbindung der knöchernen Pubes. — Bei Monotremen und einigen Marsupialiern bleibt die Verwachsung der 3 kanonischen Beckenbestandteile in der Pfannengegend inkomplett. Daraus resultiert ein Loch im Acetabulum. Es kommt dies übrigens gelegentlich auch bei Amphibien (Necturus) und Reptiliern (Crocodilier) vor.

2) Auch beim Beckengürtel der Amnioten ist aus der ontogenetischen Entstehung des Foramen pubo-ischiadicum durch allmähliche Umschließung einer Lokalität durch zwei von einem Punkt aus zangenförmig um sie herum auswachsende Fortsätze die Vorstellung abgeleitet worden, das Fenster könne unmöglich phyletisch aus einer einheitlichen Platte durch nachträglichen Durchbruch entstanden sein (Mehnert 1889, 1890). Ich bestreite auch hier das Zwingende eines solchen Schlusses, indem ich auf die gleichen principiellen Erörterungen beim Schultergürtel der Lacertilier (p. 260, Anm. 1) und auf die Konsequenz für das Amphibienbecken verweise, dessen auch ontogenetisch einheitliche ventrale Beckenplatte als etwas sekundäres im Lichte dieser Auffassung erscheinen müßte (durch fast völligen oder kompletten Verschluß des Fensters). Die von A. Bunge (1880) besonders vertretene Fensterungshypothese erscheint aus vergleichend-anatomischen Gründen besser fundiert, ist aber freilich embryologisch nicht bewiesen. Weiterhin wurde aber bereits entgegen A. Bunge hervorgehoben, daß auch

ständig getrennt bleiben. Die in definitiven Zuständen meist so verschieden großen Skeletteile (wie Ileum und Scapula) sind ontogenetisch auch ihrer Größe und Form nach anfänglich noch einander sehr ähnlich (selbst bei Homo, MERKEL 1894, HAGEN 1900). Auch die späteren Vorgänge der Ossifikation sind ganz ähnliche, insofern Ersatzknochen in den knorpelig präformierten Anlagen in Betracht kommen. Deckknochen dagegen, deren Vorkommen von mir beim Schultergürtel als Problem behandelt wurde, sind beim Beckengürtel zweifellos ausgeschlossen.

Die höhere Ausgestaltung des Beckens bei Säugern ist ebenfalls mit den späteren Differenzierungen des primären Schultergürtels verglichen worden (Homodynamie der Spina scapulae und Crista ilei nach HUXLEY 1864 oder der Spina scap. mit der Linea ileo-pectinea MIVART 1866 u. dergl.). Siehe auch vergl.-anat. Litt. (LUBSEN 1904).

Sekundäre Fortsatzbildungen des Beckens in der Bauchmittellinie (Epipubis, Hypoischium). Unter den Amphibien ist besonders das Urodelenbecken durch knorpelige Anhänge ausgezeichnet, welche sich in der Linea alba vom Vorderrand des Beckens kranialwärts erstrecken. Dieselben entwickeln sich viel später als die Anlage des Beckens und zwar in continuo mit dem Perichondrium der beiden zur Pubissymphyse sich vereinigenden Beckenknorpel (BUNGE 1880). Bei eintretender Verknorpelung ist ein Zusammenhang zwischen der Cartilago ypsiloides [1]) in der Linea alba und dem Puboischiadicum vorhanden. Die Knorpelzellen an der Grenze zwischen beiden besitzen jedoch von vornherein eine besondere Anordnung, welche von MEHNERT 1890 als Beginn der bald folgenden sekundären Abgliederung aufgefaßt wird. Die Zinken am kranialen Ende der Cartilago ypsiloides sprossen zuletzt aus der einheitlichen Anlage aus.

Hiernach gehört der Knorpel in der Linea alba bei den Urodelen zum Becken. Er ist dem unpaaren Fortsatz vergleichbar, welcher bereits bei Fischen in späteren Entwickelungsstadien das Becken in der Bauchmittellinie verlängert (Fig. 200, p. 211).

BAUR 1891, p. 356 giebt jedoch auf Grund von ontogenetischen Untersuchungen bei Necturus an, daß die Cartilago ypsiloides separat entstehe. WIEDERSHEIM 1892, p. 102 findet bei Triton alpestris dasselbe, jedoch bei anderen Urodelen eine von Anfang an völlig einheitliche Knorpelverbindung zwischen den fraglichen Teilen.

Eine paarige Anlage ist in keinem Fall beobachtet worden. Aus vergleichend-morphologischen Gründen nehmen eine solche MEHNERT 1890, BAUR 1891, WIEDERSHEIM 1892 u. a. an.

---

eine direkte Umwandlung des Canalis diazonalis der Amphibien in die Incisura pubo-ischiadica der Amnioten durch nachträgliche Erweiterung durch die Ontogenie keineswegs widerlegt wird. Paläontologisch ist dies wahrscheinlich gemacht durch den Befund bei Paläohatteria, wo das Loch nicht größer als beispielsweise bei Necturus war (BAUR 1891, p. 358).

1) Cartilago ypsiloides wird der Knorpel deshalb genannt, weil er meist am kranialen Ende gegabelt ist. In den meisten Fällen ist der Knorpel beim ausgebildeten Tier mit dem Becken bindegewebig verbunden. Selten ist der Zusammenhang knorpelig (Tylotriton, RIESE 1891). Bei Anuren hat nur Dactylethra einen solchen Anhang. — C. K. HOFFMANN und MEHNERT betrachten ein von HYRTL bei Menopoma abgebildetes Knöchelchen hinter dem Becken als Os cloacae (siehe Reptilien, s. o.). Es fehlt allen übrigen Amphibien.

Unter den Sauropsiden besitzen nur die Reptilien in der Medianlinie Skelettanlagen (Gastrale, Baur 1891). Besonders bei Schildkröten und Lacertiliern treten am kranialen Rand der Beckenanlage unpaare Knorpelstücke auf, von welchen Mehnert 1891 nachwies, daß sie in continuo mit dem Pubis entstehen (Fig. 243, *Ep*). Sie werden Epigastroid (Baur) oder Epipubis (Wiedersheim, Mehnert) genannt. Bei Lacerta beginnen die aus Vorknorpel bestehenden Anlagen sich zu bilden, ehe die Schamfuge konsolidiert ist. Dabei zeigt sich, daß beide Pubes in gleicher Weise Material für das Skelettstück liefern. Denn es besteht auch eine inkomplette Trennung in der Bildungszone des Epipubis (Fig. 243). Weiter kranialwärts ist die Anlage einheitlich und später wird in den meisten Fällen das ganze Skelettstück ein Continuum (vgl. auch die von Anfang an unpaare Anlage bei Hatteria, Fig. 237). Bei der Verknöcherung, welche rein nach dem Typus der Ersatzknochen auftritt, entwickeln sich in manchen Fällen zwei Knochenkerne nebeneinander, in den meisten freilich nur einer.

Fig. 243.

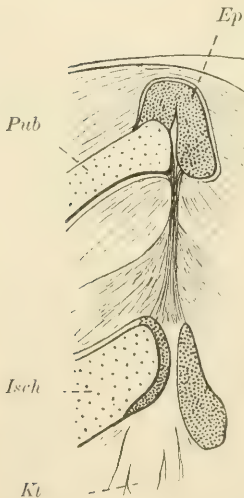


Fig. 244.

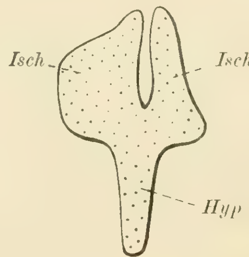


Fig. 243. Horizontalschnitt durch die Linea alba eines Embryos von Lacerta vivipara. *Ep* Epipubis. *Kl* Kloake. Nach Mehnert.

Fig. 244. Horizontalschnitt durch das hintere Beckenende eines Embryo von Lacerta vivipara. *Hyp* Hypoischium. *Isch* die Ischia der beiden Beckenhälften angeschnitten. Nach Mehnert.

Mehnert l. c. und Wiedersheim l. c. halten den paarigen Zustand für den primitiven, den unpaaren für den abgeleiteten. Mir scheint jedoch nach diesen Beobachtungen nur das festzustehen, daß das Material für die Bildung des dauernd unpaaren Epipubis paarig entsteht, was übrigens bei der paarigen Anlage des Beckens überhaupt a priori erwartet werden muß. Wird also das Epipubis (vielleicht infolge steigender funktioneller Bedeutung früher als gewöhnlich) in einer Epoche der Ontogenese angelegt, wo die Beckenanlagen noch nicht in der Symphyse vereinigt sind, so kann dadurch ein phyletisch unpaarer Skeletteil seiner geweblichen Rekrutierung nach in zwei paarige Anlagen sekundär aufgelöst werden [1]). — Auch bei Struthio entsteht sekundär aus der knorpeligen Beckensymphyse ein Epipubis (Mehnert 1902).

Am kaudalen Rand des Beckens der Lacertilier entwickelt sich in ganz ähnlicher Weise ein Hypogastroid (Baur) oder Hypoischium

1) Phyletisch wäre also dieser Auffassung nach das Epipubis nach Vereinigung der Pubes in der Symphyse aus letzterer entstanden. Es entspricht dem, daß den Vögeln, welche (abgesehen von seltenen Ausnahmen), keine Symphyse haben, auch ein Epipubis fehlt.

(C. K. HOFFMANN). Nur entsteht dasselbe ein wenig später als das Epigastroid und kommt deshalb nie paarig zur Anlage, da die Sitzbeinfuge bereits gebildet ist (Fig. 244). Später löst sich der unpaare Knorpel ab und liegt nach der enchondral erfolgenden Ossifikation häufig, aber nicht immer, der Kloakenwand an (Os cloacae. FÜRBRINGER). Immer verbindet ein Bindegewebsstrang den Knochen noch mit dem Ausgangspunkt am Ischium [1]).

Bei manchen Landschildkröten bleibt zwischen der Pubis- und Ischium-Symphyse ein Rest der einheitlichen knorpeligen Schoßfuge übrig und bildet dann einen zwischen den verknöcherten Teilen eingeschalteten Knorpelkern (Mesogastroid, BAUR). Nach BAUR 1891 kann an Stelle desselben ein fibröses Band treten. Bei Sphenodon läßt sich ontogenetisch die allmähliche Umwandlung des medianen Knorpels in ein Ligamentum medianum pelvis verfolgen (HOWES u. SWINNERTON 1900).

Die Säugetiere weisen zum Teil (Monotremen, viele Marsupialier) paarige Skelettstücke kranial vom Becken in der Bauchwand auf (Ossa marsupialia [2]). Ihre Ontogenie ist noch nicht ganz geklärt. LECHE 1891 und WIEDERSHEIM 1892* beschreiben bei älteren Embryonen und jungen Tieren einen kontinuierlichen knorpeligen Zusammenhang zwischen ihnen und dem Pubis (Didelphys, Macropus). Aeltere Autoren gaben an, daß die Ossa marsupialia separat in der Linea alba entstehen.

Bei Ornithorhynchus kommt im Pubis ein zweiter Knochenkern zur Anlage, der entweder auf eine hier stattfindende Verbindung des Os marsupiale mit dem Pubis bezogen wurde (WIEDERSHEIM) oder auf ein Os acetabulare (HOWES).

Die ähnliche Entstehung der Schamfugenabkömmlinge bei Amphibien und Amnioten, besonders derjenigen am kranialen Beckenrand, berechtigt dazu, eine einheitliche Abstammung für sie anzunehmen. CUVIER 1836, HUXLEY 1879, LECHE 1880, WIEDERSHEIM 1892 leiten alle genealogisch von einem Epipubis ab. Daß sie teils unpaar, teils paarig entstehen, bietet kein Hindernis für die Homologisierung mehr, seitdem bei Lacertiliern die oben beschriebenen Uebergänge zwischen unpaaren und paarigen Anlagen gefunden sind. Doch ist die Stellung der Ossa marsupialia zu dieser Reihe noch zweifelhaft.

Sucht man in der Genese des Schultergürtels nach homodynamen Elementen, so kommt nur das Hypocleidium (Praeclavium), speciell der in ihm nach den Angaben mancher Autoren sich bildende Knochen (zonales Episternum) in Betracht. Mit einem Belegknochen oder einem vom primären Schultergürtel genetisch unabhängigen Skelettteil kann jedenfalls nie Parallelität bestehen. Es ist in dieser Beziehung sehr charakteristisch, daß bei Reptilien nie eine wirkliche knorpelige Grundlage des Episternum gefunden wurde, während das Epipubis bei denselben Tieren rein knorpelig auftritt und meistens gar nicht verknöchert. Die topo-

---

1) Wegen der oft weiten Entfernung vom Ischium im ausgebildeten Zustand hielt C. K. HOFFMANN das Os cloacae für eine Verknöcherung in diesem Bande. M. FÜRBRINGER (1869, p. 39) wies die knorpelige Genese nach, MEHNERT (1891, p. 123) zeigte den Zusammenhang der ersten Anlage mit dem Ischium.

2) Bei höheren Säugern fehlen solche. Es werden allerdings Ligamente, welche an derselben Stelle sich finden (HUXLEY) oder sekundäre Knochenkerne in der Schambeinfuge (ALBRECHT, WIEDERSHEIM, ANDERSON) als Reste von solchen oder als Pelvisternum gedeutet. — Bei einigen Beuteltieren (z. B. Didelphys) soll auch ein Hypoischium vorkommen (MEHNERT 1891, p. 132).

graphischen Differenzen sind ebenso scharfe. Das Becken geht also hier gegenüber dem Brustschulterapparat seine eigenen Wege.

Mit Mehnert 1891, p. 42 sind alle Differenzierungen von Skelettteilen am Beckengürtel in der Linea alba für sekundäre Spätbildungen anzusehen.

b) Die Entwickelung des Skelettes der freien Extremität (Cheiropterygium [1]), Chiridium).

Die vorderen und hinteren freien Gliedmaßen der Tetrapoden besitzen in den verschiedenen Wirbeltierklassen eine große Aehnlichkeit der Entwickelung innerhalb der homodynamen Abschnitte. Sie äußert sich auch in der Histiogenese. So fällt hier der Grund fort, welcher beim Zonoskelett eine gesonderte Besprechung der Vorder- und Hintergliedmaße (namentlich wegen des Problems der Ersatz- und Belegknochenbildungen) nötig machte. Ich leite deshalb diesen Abschnitt mit einer beide Gliedmaßen betreffenden Darstellung der Histiogenese und frühesten Formgestaltung des Skelettes ein und gliedere die specielle Darstellung der Differenzierungen des Skelettes nach den einzelnen Abschnitten desselben. Man hat zu diesem Behufe für die einzelnen Abschnitte Bezeichnungen nötig, welche allgemein für beide Gliedmaßen gelten. Ich wähle folgende [2]):

1) Stylopodium (oder Stelepodium) = Oberarm- bezw. Oberschenkelskelett;
2) Zeugopodium = Unterarm- bezw. Unterschenkelskelett;
3) Autopodium = Hand- bezw. Fußskelett:
   a) Basipodium = Carpus bezw. Tarsus;
   b) Metapodium = Metacarpus bezw. Metatarsus;
   c) Acropodium = Phalanges.

α. Allgemeine Histiogenese und Formgestaltung.

Vorknorpelstadium. Bei sämtlichen Tetrapoden entsteht die früheste Anlage des Skelettes als eine einheitliche Mesenchymverdickung, welche ohne Unterbrechung von der Anlage des Extremitätengürtels aus in dem Gliedmaßenstummelchen des Embryo terminalwärts zieht. Während der ganzen Vorknorpelperiode bleibt die Kontinuität der Anlage gewahrt. Jedoch werden schon früh partielle Durchbrechungen und Einschnitte dieser Skelettplatte bemerkbar, welche zur späteren Ausbildung diskreter Skeletteile in Beziehung stehen. Die basale Partie der Platte ist in allen Fällen stielförmig gestaltet. Weiter distal verhalten sich die Extremitätenanlagen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen etwas verschieden.

Unter den Amphibien zeigen die Urodelen (Triton) [3]) anschließend an den Stiel eine Zweiteilung (Fig. 245a); die beiden Spangen umgreifen

1) Mit diesen Termini bezeichne ich nach Huxley (1876) das Skelett der ganzen freien Gliedmaße. Manche Autoren beschränken den Ausdruck auf Teile desselben (Unterarm und Hand oder Hand allein).

2) Dieselben sind von Häckel (1895, p. 93) angewendet worden. Doch bevorzuge ich statt Stelepodium das gleichbedeutende, aber bereits früher (Emery 1894) eingeführte Stylopodium. Emery bezeichnet übrigens mit Basipodium etwas ganz anderes als Häckel (nämlich dessen Zeugopodium). Diese Bezeichnung, sowie die übrigen von Emery vorgeschlagenen Ausdrücke kann ich wegen der innigen Verknüpfung derselben mit den theoretischen Voraussetzungen dieses Autors nicht acceptieren. Die Nomenklatur Häckel's ist rein descriptiver Natur.

3) Ich folge den genauen Beschreibungen von Strasser (1878) und C. Rabl (1901).

das Ende der Arteria interossea. Später vereinigen sie sich distal von dem letzteren und bilden so eine Masche, von deren distaler Begrenzung zwei Strahlen auswachsen. Während in den basalen Teilen der Skelettanlage bereits Verknorpelung eintritt (bei *H*, Fig. 245 b), schieben die beiden distalwärts auswachsenden Vorknorpel-

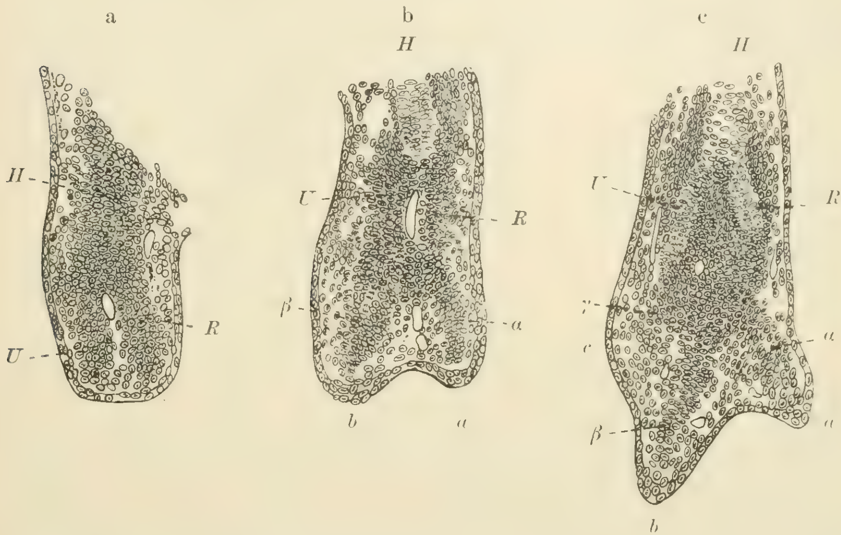


Fig. 245. Drei Stadien der Entwickelung der vorderen Extremität von Triton taeniatus. Zeichenerklärung siehe Text. Nach RABL.

streifen α und β die Haut des Extremitätenstummels gleichsam vor sich her. So entstehen die Höckerchen der Fingeranlagen a und b (vgl. p. 236). Eine geringe Verdickung am postaxialen Rand der Gliedmaße wächst in der Folge und zwar je nach der Species bald etwas früher, bald etwas später zum Strahl γ aus (Fig. 245c), und endlich entsteht an der gleichen Stelle ein vierter Zacken (Strahl δ). Nur bei der hinteren Extremität schließt sich in derselben Weise noch die Bildung eines Strahles (ε) an.

Bei Amnioten [1]) bildet sich zunächst wie bei Amphibien ein Stiel, der sich distal verbreitert, spaltet und ein Gefäß umschließt, welches bei der späteren Ausgestaltung die Skelettplatte im Basipodium perforiert. Während die proximalen Teile bereits verknorpeln, bildet sich nun aber bei Amnioten distalwärts eine breite Platte aus, das Basipodium, kenntlich an der bald darauf in ihm erfolgenden Differenzierung der Carpalia resp. Tarsalia. Es ist die für alle Amnioten charakteristische „Paddelform" des Skelettes. Von der Platte wachsen meist gleichzeitig fünf Strahlen divergierend aus (Fig. 246). Sie erzeugen Vorbuchtungen der Haut, welche äußerlich sichtbar sind, die Fingeranlagen. Die Druckwirkung der auswachsenden Vorknorpelstreifen konnte HOCHSTETTER 1891 an der Einengung peripherer Blutsinus durch dieselben abschätzen.

Auf den Synchronismus der 5 Radienanlagen bei Amnioten wurde von MEHNERT (1897) besonders nachdrücklich hingewiesen. Er fand

1) Ich folge MOLLIER (1895), MEHNERT (1897) u. a. (siehe Text).

denselben selbst noch bei stark reduzierten Extremitäten, wie denen des afrikanischen Straußes, wo von den anfänglich kompletten Anlagen sich schließlich nur 3 (Flügel) resp 2 (Fuß) fertig ausgestalten. Auch bei Säugern mit reduzierten Extremitäten (Katze, Rind) fand Mehnert den Synchronismus von 5 primären Anlagen erhalten. Thilenius (1896, p. 531) macht dagegen mit Ausnahmen bekannt. So tauchen beim Fuß von Cavia cobaya anfänglich nur 3 Strahlen synchron auf. Die beiden rudimentären bilden sich später. Nach C. Rabl (1903*) gehen bei allen Reptilien die in der Richtung der 4. Zehe liegenden Elemente in der Entwickelung allen anderen voran.

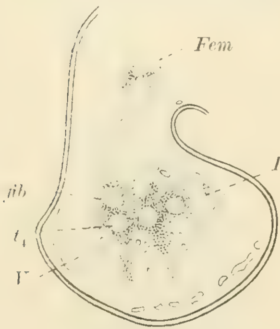


Fig. 246. Anlage des Basipodium mit seinen fünf Radien. Fuß eines Embryo von Emys lutaria. Nach Mehnert.

Der Versuch Mehnert's, auch für Amphibien eine Synchronie der Radienentstehung nach den Angaben der älteren Autoren (Götte, Strasser) zu konstruieren, war nicht glücklich. Die von jenen vollkommen deutlich geschilderte Succession wurde neuerdings bestätigt durch die Beobachtungen von Zwick (1898) und C. Rabl (1901). (Vgl. den späteren Abschnitt über Vergleich der tetrapoden und tetrapterygialen Formen.)

Verknorpelung. Dieselbe tritt in Form separater Centren auf, von denen im allgemeinen ein jedes je einem der späteren Skelettteile der Extremität entspricht. Mit der Chondrifikation erlischt also die volle Einheitlichkeit des Skelettes. An ihre Stelle tritt ein Mosaik zahlreicher knorpeliger Einzelindividuen, die in verschiedener Weise bei den einzelnen Gliedmaßenformen auswachsen.

Gegenüber Götte (1877), welcher infolge unvollkommener Untersuchungsmethoden noch das Auswachsen eines einheitlichen Knorpelbaumes bei der Tritonextremität beschrieb, liegt der entscheidende Fortschritt der Arbeit Strasser's (1878) darin, daß hier die multiple Centrierung der Chondrifikation bei Triton festgestellt wurde. Dadurch wurde die gleiche bei höheren Amnioten (Homo) bereits von Bruch (1852) u. a. vertretene Beobachtung als etwas auch den primitiven pentadactylen Extremitäten Zukommendes erwiesen. Alle neueren Arbeiten haben dies hier und bei höheren Tetrapoden bestätigt.

Nachträglich kommt bei Amphibien (Strasser l. c.) doch noch eine knorpelige Verbindung der einzelnen Elemente zustande, so daß auf die Diskontinuität wieder eine Kontinuität der Anlage folgt. Dieselbe erstreckt sich auch auf die Schulter- und Hüftgelenkgegend. Aus den nachträglichen Verbindungsstrecken bilden sich dann die Gelenke (s. u.). Bei Reptilien entstehen nachträglich noch Knorpelbrücken zwischen allen Carpalia und Tarsalia (Mehnert 1897), bei Säugern an diesen Lokalitäten solche nur hier und da (Lebouco 1884, p. 89).

Der Verknorpelungsprozeß erinnert ganz an das beim Ichthyopterygium bekannte diskontinuierliche Auftreten der Knorpelcentren für die einzelnen Skelettteile. Ohne weitere Begründung darauf phylogenetische

Schlüsse zu bauen[1]), erscheint mir unstatthaft (vergl. das beim Becken über Chondrifikationscentren Erörterte p. 271, Anm. 2).

Die Knorpelcentren für die verschiedensten Skelettstücke besitzen bei ihrem ersten Auftreten ungefähr gleiche Größe. MEHNERT (1897) hat dies z. B. bei Emys sehr anschaulich illustriert, indem er die jeweilig jüngste Anlage eines jeden Knorpelkerns aus den verschiedenen Stadien in einem Schema vereinigte und dabei die topographischen Verhältnisse möglichst naturgetreu wiedergab (Fig. 247). Selbst die Anlage des Humerus ist danach nur unwesentlich größer als diejenige der peripheren Skeletteile im Autopodium. Die Differenz in der Länge, welche bei vielen Extremitätenknochen so sehr in die Augen springt, kommt also erst nachträglich zur Entfaltung. ZEHNTER (1890, p. 22) hat die letztere zahlenmäßig in der Entwickelung eines Vogels (Cypselus alba) verfolgt. Seine Messungen zeigen, daß der Humerus anfangs relativ schneller wächst als das Zeugopodium, dieses schneller als das Autopodium. In der weiteren Entwickelung erfolgt aber dann eine völlige Umkehr. Die Hand wächst schneller als der Unterarm, dieser schneller als der Oberarm und hierdurch wird (besonders noch nach dem Ausschlüpfen) der „cypseloide" Typus der betreffenden Extremität hervorgebracht. Die Frühstadien sind also in hohem Maß unabhängig vom schließlichen Endprodukt und nur als altes Erbteil der Vertebraten verständlich[2]).

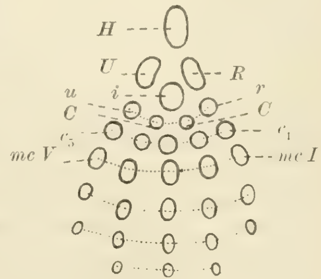


Fig. 247. Kombinationsbild aus verschiedenen Stadien der Handskelettanlage von Emys lutaria. Nach MEHNERT.

Die zeitliche Entstehung der Knorpelcentren ist im allgemeinen derart, daß successive die Anlagen für das Stylopodium, dann diejenigen des Zeugopodium und, mit Ueberspringung des Basipodium, an dritter Stelle die Elemente des Meta- und Acropodium auftauchen. Die basipodialen Teile verknorpeln nachträglich, zugleich mit oder nach denen des Acropodium[3]).

Innerhalb der einzelnen Gliedmaßenabschnitte kommen wieder zeitliche Differenzen im Auftreten der einzelnen Knorpelkerne vor (besonders im Carpus und Tarsus). Sie sind so verschiedenartig, daß erst im speciellen Kapitel über die Entwickelung dieser Elemente berichtet werden kann und der Bedeutung, welche ihr seitens mancher Autoren beigelegt wird, Rechnung getragen werden soll. Es können übrigens so starke zeitliche Verschiebungen innerhalb eines Abschnittes vorkommen, daß die Reihenfolge der Hauptabschnitte dadurch gestört wird. So fand z. B.

1) PFITZNER (1892, p. 529) hat solche in dem Sinne angeregt, daß ein Mosaik getrennter Skeletteile den Urzustand der pentadactylen Extremität gebildet habe.

2) Der ursprüngliche Zustand annähernd gleich großer Skelettelemente findet sich — als Rest früherer Einrichtungen oder Rückschlag auf solche — bei wasserlebenden Tetrapoden (fossilen Ichthyo- und Sauropterygiern, recenten Cetaceen) und hat seine Parallele im Ichthyopterygium (Dipnoer).

3) Nur bei der Hand von Emys lutaria wurde angegeben (MEHNERT 1897, p. 15), daß sich die Carpalia entsprechend ihrer Lage zwischen die Chondrifikation des Zeugo- und Metapodium chronologisch einschalten.

Strasser bei Triton taeniatus den Knorpelkern für die Ulna erst auftreten, als sich bereits im Metapodium und in der distalen Carpalreihe Chondrifikationen zeigten.

Eine besondere zeitliche Bevorzugung einer Seite der Gliedmaße vor der anderen ist nicht selten. Doch ist es bald, wie bei Urodelen, bei der hinteren Extremität von Emys (nach Mehnert) und vom Hühnchen die präaxiale Seite, bald, wie bei Anuren, dem Carpus und Tarsus von Reptilien (C. Rabl) und dem Carpus des Menschen die postaxiale Seite. Häufig erfolgt auch die Verknorpelung der Glieder einer Querreihe ganz oder annähernd synchron (vordere Extremitäten von Emys, Säuger mit nicht reduzierten Extremitäten) oder die mittleren Strahlen verknorpeln zuerst (4. Zehe bei Reptilien C. Rabl)[1]).

Unbeschadet aller Differenzen im einzelnen besteht das allgemeine Gesetz, daß die proximalen Knorpel früher angelegt werden als die distalen. Beschleunigungen oder Verlangsamungen des Entstehens der Einzelelemente richten sich nach dem zu erreichenden Endstadium und beeinflussen die Entwickelung so sehr, daß für phylogenetische Spekulationen zeitliche Momente nach dem Stand unserer jetzigen Kenntnisse kaum Verwendung finden können (vergl. Abschnitt: Basipodium p. 308).

Gelenke. Zwischen den Hauptabschnitten der Gliedmaßen und meist auch zwischen den einzelnen Bestandteilen dieser Abschnitte (soweit dieselben nicht durch Konkrescenz zu einem Element verschmelzen, s. unten) kommen in der weiteren Entwickelung Gelenke zur Ausbildung. Bei den niedersten Formen, den Synarthrosen, findet einfach eine Umwandlung der Knorpelbrücken in Faserknorpel statt. Trotzdem also eine Gelenkhöhle fehlt, gestalten sich doch die Grenzflächen des hyalinen Knorpels zu Gelenkflächen aus (Semon 1899)[2]). Bei solchen Formen, welche später eine Gelenkhöhle erhalten, differenzieren sich ebenfalls die Gelenkflächen ontogenetisch früher als der Gelenkspalt (Bernays 1878, Schulin 1879, Hultkrantz 1897). Sie entsprechen in ihrer Form von vornherein den Ebenen, in welchen Stäbe sich gegeneinander abschleifen, wenn sie durch Kräfte an den Angriffspunkten der vorhandenen Muskeln und in der Richtung des Zuges dieser Muskeln bewegt werden (Experimente von R. Fick). Die Thätigkeit der Muskeln kann in jenen Entwickelungsstadien keine direkte, jedesmal in der Ontogenie aufs neue durch Druckwirkung die Gelenkflächen erzeugende Kraft sein. Denn eine solche Thätigkeit ist noch nicht in Funktion. Es ist vielmehr ein durch lange Zeiträume wirkender und durch Vererbung übertragener funktioneller Einfluß der Muskelthätigkeit anzunehmen.

Bei den höheren Gelenkformen[3]), welche überall bei Tetrapoden

---

1) Vergl. Gegenbaur (1864, p. 126), E. Rosenberg 1876, Götte 1879, Strasser 1879, Baur 1883, Leboucq 1884, Jordan 1888, Zehnter 1890, Mehnert 1897, Zwick 1898, Rabl 1901, 1903*.

2) Der histologische Unterschied zwischen hyalinem und faserigem Knorpel repräsentiert offenbar genügende Unterschiede in der Festigkeit, um eine Adaptation der widerstandsfähigeren hyalinknorpeligen Skelettteile zu ermöglichen. Durch die faserige Struktur wird vermehrte Geschwindigkeit in den Bewegungen erzielt.

3) Bei manchen Synarthrosen (namentlich des Carpus und Tarsus der Urodelen) tritt nachträglich in dem Gelenkknorpel ein Spalt auf, welcher den Charakter einer Gelenkhöhle annimmt, aber von der echten Diarthrose (s. o.) dadurch unterschieden ist, daß er nach außen nicht durch eine Gelenkkapsel, sondern durch einen breiten, stehenbleibenden Knorpelring abgeschlossen ist. Der Knorpelring zusammen mit

(außer im Autopodium der Urodelen) entwickelt sind, entsteht entweder durch Auflösung der Knorpelbrücken, soweit solche vorhanden sind, oder aus dem dichten Mesenchym der Skelettanlage, welches zwischen den Knorpelcentren übrig bleibt, eine weite Gelenkhöhle. Diese ist nur von dem Perichondrium, der späteren Gelenkkapsel, nach außen abgeschlossen. Diese Form der Gelenke wird als Diarthrose bezeichnet. Nach RETTERER (1902) entwickelt sich bei Säugetieren eine Art schleimigen Bindegewebes (ähnlich dem Gewebe in den perilymphatischen Räumen des sich entwickelnden Ohres), welches sich später auflöst und die Synovia bildet [1]). (Ueber die mannigfachen Specialisierungen der Gelenke, welche manchmal schon früh in der Entwickelung einsetzen, vergl. HENKE u. REYHER 1875).

Ossifikation. Die Verknöcherungen treten stets nur als Ersatzknochen auf. Deckknochenbildungen kommen nirgends in Frage.

Die Ossifikation der Skeletteile bleibt [außer im Basipodium gewisser Urodelen [2])] nur selten und zwar nur bei rudimentären Elementen aus. Bei den niederen Formen des Chiridium ist die Verknöcherung wesentlich perichondraler Natur. Der Knorpelkern bleibt auch im fertigen Zustand in den Röhrenknochen erhalten (Amphibien). In den kurzen Elementen (Carpalia, Tarsalia) tritt am ehesten bei Beginn der Verknöcherung eine enchondrale Ossifikation hinzu. Die perichondrale Verknöcherung bleibt bei Vögeln stets und meist auch bei Säugetieren der Prozeß, welcher die Ossifikation einleitet: der enchondrale Typus setzt erst etwas später ein.

Die Knochenbildung folgt im allgemeinen dem Etappengang, welchen die Chondrifikation eingeschlagen hat. Das Stylopodium ossifiziert also zuerst, dann das Zeugo-, schließlich das Autopodium. Doch werden in letzterem die Elemente des Basipodium (Carpalia und Tarsalia), wie auch bei der Verknorpelung, zunächst überschlagen, um zuletzt an die Reihe zu kommen.

Bei den niederen Tetrapoden bildet sich für jeden Knochen ein einziger Ossifikationspunkt. Auch bei den höheren Formen ist im Anfang der Ossifikation nur ein solcher vorhanden. Wenn jedoch Konkrescenzen von Knorpelcentren zu einer Einheit eingetreten sind, können 2 oder mehr Knochenkerne zugleich auftreten. Diese repetieren dann die ursprüngliche Polymerie. Ganz anderer Art sind sekundäre Knochenkerne, welche namentlich bei den langen Knochen (im Stylo-, Zeugo-, Meta- und Acropodium) auftauchen und dem primären Knochenkern in der Diaphyse gleichsam einen Teil seines Ossifikationsgebietes abnehmen. Sie entstehen zeitlich später als der primäre Diaphysenkern.

---

dem Perichondrium bildet eine synarthrosenartige Verbindungsscheibe der beiden Skeletteile. SEMON (1899) nennt solche Uebergangsgelenke Periarthrosen. In der Entwickelung der Diarthrosen bei höheren Vertebraten kommt ein derartiges Zwischenstadium nicht zur Ausbildung, es wird übersprungen. — Nach SEMON l. c. ist bei Amphibien am Aufbau der Gelenkkapsel auch eine schmale periphere Schicht von Knorpel beteiligt, welche sich nachträglich in Bindegewebe umwandelt. Danach wäre also die Diarthrose nur eine Form der Periarthrose, bei welcher der synarthrotische Knorpelring von vornherein extrem dünn ist, nicht mehr funktioniert und nachträglich histologisch umgeformt wird.

1) Die Bindegewebszellen in den Gelenkhöhlen differenzieren sich, wie allgemein angegeben wird, zu platten Epithelien, welche die Wand der Höhle austapezieren; doch soll nach manchen Autoren ein solcher Belag fehlen (HÜTER 1866, 1870, HAGEN-TORN 1882, HAMMAR 1894).

2) Im Basipodium aller Perennibranchiaten, von Geotriton.

Nach einer ansprechenden Hypothese Mehnert's (1897, p. 114) entstehen die Ossifikationspunkte als Stemmwirkung gegen den Zug der Muskeln und treten infolge der frühen Beanspruchung der langen Knochen an den Enden besonders an diesen auf. Da die Länge der Skelettteile etwas sekundäres ist (p. 285), tritt in dieser Betrachtung die vicariierende Natur der Epiphysenkerne für den Diaphysenkern (der nicht schnell genug bis zu den Enden des Skelettteiles vorwachsen kann) zu Tage [1]).

Auch Reduktionen der Epiphysenkerne kommen vor (besonders im Autopodium), indem statt an beiden Enden eines Röhrenknochens, nur an einem Ende sich ein solcher findet. An alle diese Ossifikationsverhältnisse knüpfen sich mannigfache Detailfragen und -probleme für die Geschichte der einzelnen Skelettteile, welche zum Teil bei diesen Besprechung finden werden.

Reduktionen. Bei allmählichem Verlust der freien Gliedmaßen verlaufen die Rückbildungen am Skelett meist so ab, daß von der distalen Spitze nach dem Zonoskelett zu ein Abschnitt nach dem anderen verschwindet, bis schließlich auch der Extremitätengürtel selbst in Fortfall kommt. In der Ontogenie können noch Anlagen von Skelettteilen auftreten, die weiter distal liegen als diejenigen, welche im endgültigen Zustand erhalten bleiben. In den speciellen Kapiteln soll im einzelnen darüber berichtet werden.

Bei Mißbildungen kann außer totalen äußerlichen Defekten (Ektromelie), welche vielfach an die normalen Reduktionen erinnern (Erhaltung von Rudimenten proximaler Skelettteile) auch eine Verkleinerung in toto eintreten. Es ist dies z. B. in Fällen von Hemimelie der Fall, in welchen einem kurzen Stumpf Fingerrudimente aufsitzen; ferner bei der Phocomelie welche ein unmittelbar dem Rumpf aufsitzendendes Autopodium zeigt u. dergl. Inwieweit dabei in der Entwickelung eine Verkürzung proximaler Abschnitte oder ein Ausfall von solchen stattfindet, ist nicht hinreichend bekannt.

Regeneration. Manche Gliedmaßen (besonders bei Amphibien) sind im hohen Maße einer solchen fähig. (Spallanzani A. L. I, Götte 1879, Fraisse 1883, Barfurth 1894, Tornier 1896, 1897, Semon 1899, G. Wolff 1902). Sie verläuft in vielen wesentlichen Punkten nach dem Typus der normalen Entwickelung (vgl. Kap. III [8], p. 63).

β. Specielle Entwickelung der Skelettelemente des Chiridium.

Stylopodium. Humerus und Femur entwickeln sich überall bei den Tetrapoden in gleicher, einander ganz ähnlicher Weise. Ausnahmslos wurden sie als die ersten in der Gliedmaße auftretenden Skelettstücke (Fig. 245b) gefunden. Alle Verschiedenartigkeiten sind späte Specialisierungen (Krümmungen, Verlängerungen oder Verkürzungen, Verbreiterungen, Abplattungen, Cristae, Apophysen etc.), die im einzelnen in der Litteratur der fertigen Formen behandelt werden.

1) Außer den Epiphysenkernen können noch separate Ossifikationspunkte in besonderen Fortsatzbildungen der Skelettteile hinzukommen. Handelt es sich um Muskelapophysen, so ist die Beziehung zur Muskelwirkung besonders deutlich.

Nach Pfitzner (1892) bilden sich im Alter beim Menschen manchmal noch besondere Knochenschalen dicht unter dem hyalinen Knorpelbelag der Gelenkfläche.

Ueber die Torsionsfrage vgl. p. 250. Eine kurze Besprechung erfordert die Genese der Kanäle im Humerus [1]). Häufig bilden sich solche schon im Vorknorpelstadium, indem von vornherein ein Gefäß im skeletogenen Gewebe eingebettet liegt [z. B. Mollier 1895: Humerus von Lacerta [2]); frühe Anlage auch bei Sphenodon nach Howes und Swinnerton 1901]. M. Fürbringer (1886, p. 486) giebt an, daß bei Säugetierembryonen eine radiale Incisur mit wenig hervorragenden Rändern am Humerus zu beobachten sei; die Ränder werden später höher und schließen dann sekundär den zwischen ihnen eingebetteten Nerven ein [3]).

Mit G. Ruge (1884), Fürbringer (1901), Eimer (1901) u. a. halte ich deshalb diese Kanäle, welche übrigens auch bei Amphibien in der Entwickelung fehlen, für Späterwerbungen des Stylopodium, die mit der starken Verbreiterung des distalen Humerusendes und der besonderen Entwickelung der Beugemuskulatur bei grabender Lebensweise (um welche es sich in diesen Fällen handelt), zusammenhängt. Infolge der frühen Differenzierung der Nerven können die Umschließungen, wie bei den Kanälen des Zonoskelettes, in der Ontogenese gleich beim Auftauchen des skeletogenen Gewebes vorhanden sein, anstatt daß sie successive entstehen. Jedenfalls kann ich weitgehende Schlüsse, wie sie Wiedersheim (1892) und ihm folgend Osawa (1898) an die Kanäle geknüpft haben, indem sie dieselben als Zeugen einer ehemaligen Konkrescenz des Humerus aus mehreren getrennten Strahlen hinstellten, nicht für gerechtfertigt halten. Im Gegenteil haben alle neueren Untersuchungen Froriep's Angabe (1888) bestätigt, daß von einer ehemaligen metameren Längsgliederung am Cheiropterygium, speciell auch am Stiel desselben, nichts nachzuweisen sei.

Die Angabe Strasser's (1879, p. 279), daß die Frühanlage des Humerus bei Triton distalwärts zwischen Radius und Ulna weit hineinrage und sich erst nachträglich zurückziehe, hat bei Rabl (1901) keine Bestätigung erfahren.

Bei Reduktionen der Extremität legt sich manchmal (Anguis fragilis, Born 1883, I [6], p. 174) die freie Gliedmaße noch als Stummelchen an, das sich bald zurückbildet. Bei anderen Reptilien (Pseudopus Pallasii) erhält sich von einer solchen Oberarmanlage ein kleines Knorpelchen, welches als freies Kügelchen in der Pfanne des Schultergelenkes liegt. Fürbringer (1870) bezeichnet dasselbe als Rest eines Humerus.

Müller (1900) bestreitet die knorpelige Beschaffenheit dieses Elementes. — Ueber Ossifikationscentren siehe Lehrbücher der Entwickelung des Menschen.

---

1) Dieselben finden sich bei Reptilien und Säugern im distalen Ende des Humerus. Sie schließen Nerven mit Gefäßen ein. Es giebt einen Canalis nervi radialis s. ectepicondyloideus und einen Canalis nervi mediani s. entepicondyloideus. Bei Sphenodon finden sich beide gleichzeitig (Bayer 1884, Dollo 1884, Fürbringer 1886, Baur 1887, Credner u. a.). Bei anderen Reptilien und bei Säugern kommt in der Regel nur ein Kanal, bei letzteren speciell der Medianuskanal (als Varietät auch bei Homo) vor.

2) Mollier (1895, p. 504) bezeichnet das Gefäß als A. brachialis. Bei ausgewachsenen Lacertiliern kommt nur ein Canalis nervi radialis vor. Es fragt sich also, ob hier vorübergehend in der Ontogenese ein Canalis n. mediani besteht?

3) Die Angaben (Sutton, Dollo), daß der Canalis entepicondyloideus bei Mammaliern in der Epiphysenlinie entstehe, sind bereits von Baur (1887, p. 305) als irrtümlich zurückgewiesen worden.

Zeugopodium. In diesem Abschnitt differenzieren sich zwei Skelettelemente ungefähr gleichzeitig: Ulna und Radius im Unterarm, Fibula und Tibia im Unterschenkel. Ihrer Orientierung nach bei der ersten Entstehung sind Ulna und Fibula Homodyname und ebenso Radius und Tibia. Beide Elemente stoßen an das distale Ende des Stylopodium an. Die Grenze gegen letzteres ist immer scharf (Ellenbogen- oder Kniegelenk; über die Patella s. u.). Nicht so einfach ist die Abgrenzung gegen das Autopodium. Am distalen Ende ist nämlich das Intermedium manchmal von vornherein in das Zeugopodium eingeschaltet, manchmal ganz im Autopodium gelegen. Es entsteht daraus das Problem, zu welchem Abschnitt das Intermedium phylogenetisch zu rechnen sei (s. u.). Auch Konkrescenzen von einzelnen Carpalia oder Tarsalia mit Elementen des Zeugopodium kommen gelegentlich vor (s. nächsten Abschnitt) und beteiligen sich an der Verwischung der distalen Grenze.

Von den beiden Hauptelementen des Zeugopodium kann nachträglich eines in der Entwickelung zurückbleiben [1]). Doch ist in Fällen, wo im fertigen Zustand die Fibula oder Ulna inkomplett erhalten sind, ontogenetisch manchmal noch eine komplette, dem Nachbarknochen ähnliche Anlage zu beobachten [2]).

Bei Säugern ist manchmal in der Entwickelung des an Größenentfaltung später zurückbleibenden Elementes von vornherein eine geringe Verspätung der Chondrifikation und Ossifikation beobachtet worden. Auch können die histiogenetischen Prozesse anfänglich inkomplett lokalisiert sein und erst nachträglich den richtigen Umfang gewinnen (Mehnert 1897). Es sind dies Retardationen, welche als sekundäre Folgeerscheinungen durch die endliche Formverschiedenheit der zeugopodialen Elemente bedingt sind. — Die Membrana interossea zwischen den Unterarm- bezw. Unterschenkelknochen wird meistens für einen Abkömmling des skeletogenen Blastems gehalten, welches ursprünglich mit diesen Anlagen eine Einheit bildet. Doch geben Gallois und Cade 1903 für menschliche Embryonen (Ende des 3. Monates) an, daß dieselbe viel später als Neubildung nach Art von Muskelfascien entstehe (v. Bardeleben 1881).

Eine besondere Besprechung erfordert das Intermedium wegen des mit ihm verknüpften Problems (s. o.) und der Mannigfaltigkeit der Einzelbefunde, welche bei ihm erhoben wurden. Um ein Urteil darüber zu gewinnen, ob das Intermedium ursprünglich im Zeugopodium entstand und ins Autopodium verlagert wurde, oder ob der umgekehrte Prozeß stattfand, bedarf es zunächst einer Zu-

1) Besonders die Fibula und zwar bei Tieren mit aufrechtem Gang (Vögel, Homo). Auch manchmal die Ulna, wenn sie am Handgelenk nicht mehr direkt beteiligt ist.

2) Bei Vögeln ist dies ontogenetisch selten (Baur 1885, Shufeldt 1894), von manchen Autoren sogar gänzlich geleugnet (Gadow 1893); bei Säugern ist es für Schaf und Pferd von C. Bruch (1863), A. Rosenberg (1872), für Chiropteren von Leche (1879), für Homo von Mehnert (1897), Hagen (1900), Lewis (1902) angegeben worden. Dasselbe kommt bei der vorderen Extremität an der Ulna gelegentlich vor (bei Fledermäusen Gervais 1853, Leche 1879, Leboucq 1884; beim Pferd A. Rosenberg 1872). — Bei Anuren sind Ulna und Radius als Knorpelanlagen noch getrennt. Bei der Ossifikation verschmelzen sie zu einem Knochenstab, der nur noch eine Winkelbewegung im Ellenbogengelenk ausführen kann. Aehnliches kommt bei Vögeln zwischen Tibia und Fibula sehr häufig, aber nicht regelmäßig vor. Auch bei Talpa ontogenetisch getrennte Anlagen letzterer.

sammenstellung der Lagen, in welchen das betreffende Element in der Genese der verschiedenen Tierformen angetroffen wird. Seinen Namen erhielt es durch GEGENBAUR (1864) deswegen, weil es manchmal bei ausgebildeten niederen Formen ganz oder partiell zwischen Ulna und Radius resp. Tibia und Fibula liegt.

Bei Urodelen ist besonders wichtig die Entwickelung von Isodactylium (s. Salamandrella). Nach SHITKOV (1899) entsteht hier das Intermedium als selbständiger Knorpel völlig zwischen den Anlagen der Ulna und des Radius (Fig. 248a, b) und zwar

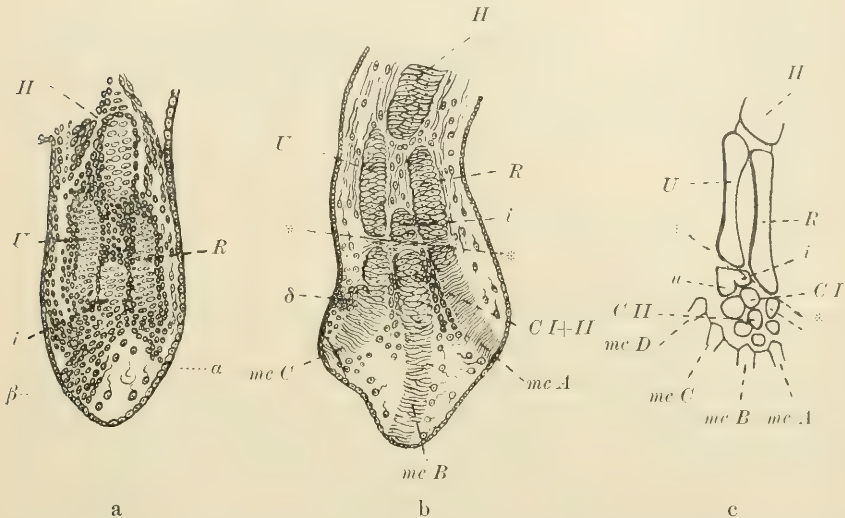


Fig. 248. Entwickelung der vorderen Extremität von Isodactylium. a und b Larven, c ausgewachsenes Exemplar. *H* Humerus. *R* Radius. *U* Ulna. *i* Intermedium. *u* Ulnare. *r* Radiale. C_I Centrale I. C_{II} Centrale II. *mc A—D* Metacarpalia. α—δ Fingeranlagen. Nach SHITKOV.

ungefähr gleichzeitig mit letzteren (l. c. p. 254). Dasselbe ist im Zeugopodium der hinteren Extremität der Fall. Eine direkte Berührung mit dem Stylopodium besteht seitens des Intermedium nicht (s. Figur). Es füllen vielmehr Mesodermzellen der primären skeletogenen Anlage den Zwischenraum zwischen Stylopodium und Intermedium aus. In späteren Stadien rückt das Intermedium, indem es sich eng der Ulna resp. Fibula (Fig. 249) anschließt, immer mehr aus dem Territorium des Zeugopodium heraus. Bei der vorderen Extremität liegt es schließlich fast völlig distal von der Verbindungslinie der apicalen Ulna-Radiusenden, während es doch anfänglich völlig proximal von dieser Linie lag (punktierte Linie * * in Fig. 248b und c): so verschiebt sich die Anlage aus dem Zeugo- ins Autopodium. Bei der hinteren Extremität bleibt zeitlebens ein mittleres Stadium dieses Vorganges bestehen, indem dort auch beim ausgebildeten Tier das proximale Ende des Intermedium noch zwischen Tibia und Fibula gefunden wird (entsprechend dem Embryonalstadium, Fig. 249).

Schon GEGENBAUR (1864) fand bei Salamandralarven, daß das Intermedium in frühen Stadien zur Hälfte zwischen Ulna und Radius (sowie

Tibia und Fibula) hineinrage, daß aber beim ausgebildeten Tier der außerhalb des Basipodium liegende Abschnitt zurückgebildet sei.

Bei Tritonen[1]) legt sich das Skelettstück von vornherein im Basipodium an (oft von vornherein mit proximalen Carpalia oder Tarsalia verschmolzen) und verändert seine Lage dann nicht mehr. Auch hier besteht eine innige Anlagerung an die Ulna (besonders deutlich bei der regenerierten vorderen Extremität). Auch die zeitliche Entwickelung koincidiert hier mit den Elementen des Basipodium.

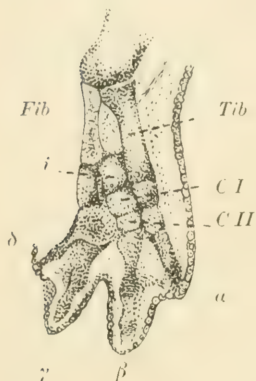


Fig. 249. Hintere Extremität eines Embryos von Isodactylium (30 mm Länge). Bezeichn. wie in Fig. 248. Nach Shitkov.

Bei Anuren ist wegen der Konkressenz zwischen Radius und Ulna höchstwahrscheinlich kein Intermedium vorhanden (Gegenbaur 1864). Doch glaubt Emery (1894) bei Pelobateslarven ein separates Centrum für dasselbe entdeckt zu haben. Trotz der hier bestehenden Meinungsverschiedenheiten[2]) stimmen doch alle Untersucher darin überein, daß auch ontogenetisch im Zeugopodium keine Intermediumanlage vorkommt.

Unter den Reptilien besitzen die Schildkrötenembryonen (Emys. Mehnert 1897) ein Intermedium, welches in der frühesten Anlage, ähnlich wie das von Salamandra, zwischen Ulna und Radius liegt, hier aber zeitlebens verharrt (Gegenbaur 1864). Zeitlich entwickelt es sich vor den Elementen des Basipodium. Auch bei Sphenodonembryonen fand Schauinsland (1900, 1903) ein dem Zeugopodium mit einem kleinen Abschnitt eingelagertes Intermedium bei beiden Gliedmaßen[3]).

Bei Lacertaembryonen beschreiben Born (1877) und Baur (1885) ein zwischen den distalen Enden von Radius und Ulna liegendes Knorpelcentrum, welches sich auch beim erwachsenen Tier erhält und sogar verknöchern kann[4]).

1) Litteratur bei Götte (1879), Strasser (1879), Zwick (1898), Semon (1899). Rabl (1901).

2) Gegenbaur (1864) dachte an eine Konnascenz des Intermedium mit dem Ulnare. Doch ist dagegen einzuwenden, daß das Loch der Arteria carpi perforans, welches stets zwischen jenen beiden Centren gefunden wird, sich zwischen den beiden proximalen Elementen des Basipodium anlegt (Born 1890). Es kann also in dem ulnar von dem Gefäßloch liegenden proximalen Element außer dem Ulnare kein radial von dem Gefäßloch zu suchender Skelettteil stecken. Dagegen sind von Emery (1894) bei Pelobateslarven an Stelle des Radiale Gegenbaur's zwei Knorpelcentren gefunden worden, welche später miteinander (und mit noch einem 3. Bestandteil, einem Centrale nach Emery) verschmelzen. Von diesen deutet Emery das neben der Arteria perforans liegende Stück als Intermedium, das andere als Radiale. Doch leugnet Perrin (1896) diese Konkrescenz und deutet das Radiale als Intermedium. Zwick (1898) konnte das Intermedium Emery's bei Ranalarven nicht finden.

3) Gewisse fossile Reptilien, welche im Wasser lebten (Baptanodon, Ichthyosaurus) hatten ein Intermedium, das völlig zwischen den beiden kanonischen Bestandteilen des Zeugopodium innerhalb dessen Bezirk lag. Es stößt hier proximal sogar an das Stylopodium.

4) Bei erwachsenen Sauriern auch von Kehrer (1886) beschrieben. Gegenbaur (1864, 1898) vermißte bei Lacertaembryonen eine dem Intermedium entsprechende Anlage, ebenso Baur (1885) bei Krokodilen.

Bei Vögeln konnten die meisten Autoren [1]) ein isoliert entstehendes Intermedium nicht finden. Umso zahlreicher sind die Hypothesen darüber, in welchem Element des Basipodium ein Intermedium konnascent enthalten sei. Sicher steht, daß sich im Zeugopodium selbst kein Intermedium anlegt, und daß auch keine zeitliche Koincidenz irgend einer Anlage mit denjenigen von Ulna und Radius (bezw. Tib. und Fib.) bisher beobachtet wurde.

Die meisten Säugetierembryonen besitzen ein isoliertes Intermedium in der vorderen Extremität. Es liegt im proximalen Teil des Carpus sowohl bei der ersten Anlage wie auch später und verschmilzt bei manchen Säugern mit dem Radiale; bei anderen behält es seine separate Natur (auch bei Homo: Os lunatum). Der Zeit nach entsteht es später als die übrigen Carpalia (LEBOUCQ 1884, 1886) und also sicher erst weit nach dem Auftauchen des Zeugopodium [2]). Es ist mit der Anlage der Ulna durch eine Bindegewebsbrücke verbunden.

Bei der hinteren Extremität der Säugetiere halten die meisten Autoren [3]) das Intermedium für konnascent mit einem Tarsale proximale (mit dem Tibiale im Astragalus enthalten, nach GEGENBAUR 1864 u. v. a). Bei Marsupialiern wird jedoch von BAUR (1886) ein ihm entsprechendes separates Knorpelcentrum angegeben.

Ueberblickt man die mannigfaltigen Befunde der Embryonalanlage des Intermedium, so ist für isoliert auftretende, unzweideutig ihm entsprechende Centren ein mehr oder minder tiefes Hineinragen in das Zeugopodium und Synchronismus mit den kanonischen Bestandteilen desselben bei beiden Extremitätenpaaren charakteristisch (gewisse Urodelen, Schildkröten, Rhynchocephalier). Nur bei den hochstehenden Mammalia kommt eine isolierte Intermediumanlage vor, von welcher bis jetzt ein Hineinragen ins Zeugopodium in keinem Fall beobachtet wurde und welche auch zeitlich mit den Elementen des Autopodium zusammen auftritt. Dagegen ist bei den niederen Formen während der Ontogenese eine Verschiebung des Intermedium aus dem Zeugo- in's Autopodium nachzuweisen, welche bei Isodactylium nach SHITKOV's Darstellung sogar eine komplette ist.

---

1) GEGENBAUR und A. ROSENBERG vermuten das Intermedium im Ulnare. STUDER (A. L. III [9]) im Centrale, W. K. PARKER (1888) im Radiale. Dagegen fand ZEHNTER (A. L. III [9], 1890) ein isoliertes Knorpelcentrum (bei Embryonen von Cypselus im proximalen Teil des Basipodium), welches er als Intermedium bezeichnet. Es verschmilzt später mit dem Ulnare. Aehnliches sah MORSE (1880) bei Wasservögelembryonen. NASSONOV (1896) und MEHNERT (1897) beschreiben beim Strauß als Intermedium ein Knorpelcentrum, das partiell zwischen Radius und Ulna auftritt. Der erstere giebt an, daß es ungefähr gleichzeitig mit den Carpalia entstehe und sich später mit dem Radiale vereinigt. Nach MEHNERT taucht es viel später als die Carpalia auf, ossifiziert nicht selbständig und fehlt manchmal völlig.

2) Bei ausgewachsenen Delphinen ragt das Intermedium in das Zeugopodium hinein (GEGENBAUR 1864, p. 44).

3) Namentlich v. BARDELEBEN hat ein bei Placentaliern schon früher bekanntes Skelettstück (Trigonum tarsi, als Varietät auch bei Homo), welches isoliert auftritt und dem Talus anliegt, für ein Intermedium erklärt. Doch ist diese Deutung unsicher. Denn die Behauptung v. BARDELEBEN's (1883), daß bei Homo der Astragalus aus zwei isolierten Knorpelcentren entstehe (eines gleich Intermedium, das andere gleich Tibiale), wurde nicht bestätigt (BAUR 1886, p. 477, auch nicht bei anderen Placentaliern). HASSELWANDER (1903) leugnet gleichfalls (auf Grund der Ossifikation), daß bei Homo der Talus aus zwei getrennten Elementen entstehe. Der Knochenkern des Trigonum entsteht separat erst im 9. Lebensjahr (vergl. auch GRUBER 1864).

Es ist deshalb an einer Homologie der zeugopodial und basipodial lokalisierten Elemente nicht zu zweifeln [1]) und der Weg erkennbar, auf welchem das Intermedium ins Basipodium auch bei höheren Tetrapoden hineingelangt sein kann, wenn diese Verschiebung auch bei letzteren selbst nicht direkt erkannt worden ist. So ist nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse die Anschauung gerechtfertigt [2]), daß das Intermedium genetisch zum Zeugopodium gehört.

. Wie man sich im Detail die genealogische Abstammung zu denken hat, ist sehr unsicher. Die ontogenetischen Thatsachen deuten darauf hin, daß das Intermedium im distalen Abschnitt des Zeugopodium entstanden ist, nicht aber, daß wir ein den beiden Hauptbestandteilen gleichwertiges Element in ihm vor uns haben [3]). Besondere Beziehungen zum postaxialen Komponenten der letzteren (Ulna, Fibula) werden durch den so oft wiederkehrenden Befund nahe gelegt, daß die früheste Anlage bereits diesen fest angeschlossen ist und später in dieser Lage zeitlebens verharren kann. Freilich ist eine direkte Abstammung (Abspaltung) aus der Anlage des postaxialen Randknochens nicht nachgewiesen.

Bei Säugetieren (außer bei Monotremen) kommt an der Grenze von Stylo- und Zeugopodium der hinteren Extremität die Patella zur Entwickelung. Sie entsteht knorpelig, jedoch viel später als die Elemente des benachbarten Zeugo- und Autopodium (Bernays 1878). Ich rechne sie deshalb zu den sekundären Elementen, welche beim Autopodium eine zusammenfassende Besprechung finden werden. Die Anlage der Patella liegt außerhalb der Quadricepssehne.

In der Gegend des Kniegelenkes wurden beim Menschen noch 2 tibiale, 2 fibulare sowie ein interartikuläres Ossiculum sesamoideum gefunden, die sich knorpelig, aber sehr verspätet anlegen (W. Gruber 1875, Retterer 1884, 1885). Vielleicht verhält sich die Patella olecrani ontogenetisch gerade so. Thilenius (1895) rechnet daraufhin diese Elemente zu den primären Bestandteilen, doch halte ich dies für unbegründet (vergl. folg. Abschnitt).

Autopodium. Die Elemente, welche sich in diesem Extremitätenabschnitt finden, bedürfen (besonders die Carpalia und Tarsalia) besonderer einheitlicher Bezeichnungen, da die beim Menschen seit früher Zeit üblichen nicht für alle Tetrapoden genügen. Ich acceptiere das Schema Gegenbaur's (siehe p. 295):

Die hier genannten Elemente sind die konstantesten. Ich nenne sie die kanonischen [1]) Bestandteile des Autopodium. Es giebt

1) Thilenius (1895, 1897) unterscheidet bei Menschen ein besonderes Intermedium antebrachii (*i.a* Fig. 250) und ein davon verschiedenes Intermedium carpi. Zu ersterem rechnet er allein das bei Baptonodon im Zeugopodium liegende Intermedium (vergl. p. 292, Anm. 3).

2) Sie wird vertreten von Marsh (1880), Thompson (1886), Pollard (1892), Klaatsch (1896), Mehnert (1897), Shitkov (1899).

3) Aus dem Anschluß des Intermedium an das Stylopodium, welches nur bei Baptonodon wirklich beobachtet ist, kann deshalb kein phylogenetischer Schluß gezogen werden, wie dies viele thun. Denn sekundäre Verkürzungen der Knochen bei jenen Fossilien sind sehr wahrscheinlich; sie können nachträglich das Intermedium dem Stylopodium genähert haben (Vogt 1881, Seeley 1882, Baur 1886, 1887).

4) Den oft angewendeten Ausdruck „primär" möchte ich zunächst vermeiden, weil unter den als „accessorisch" bezeichneten Elementen vielleicht auch noch primäre Bestandteile vorhanden sind.

	vordere Extremität		hintere Extremität	
	Homo:	allgemeine Bezeichnung	allgemeine Bezeichnung	Homo:
Basipodium	Scaphoid	Radiale (r)	Tibiale (t)	Astragalus
	Lunatum	Intermedium (i)[1]	Intermedium (i)	(Astragalus)
	Triquetrum	Ulnare (u)	Fibulare (f)	Calcaneus
	Centrale (nur ontogenetisch)	Centrale (C)	Centrale (C)	Naviculare
	Trapezium	Carpale 1 (c_1)	Tarsale 1 (t_1)	Cuneiforme I
	Trapezoides	Carpale 2 (c_2)	Tarsale 2 (t_2)	Cuneiforme II
	Capitatum	Carpale 3 (c_3)	Tarsale 3 (t_3)	Cuneiforme III
	Hamatum	Carpale 4 (c_4)	Tarsale 4 (t_4)	Cuboides
	(Hamatum)	Carpale 5 (c_5)	Tarsale 5 (t_5)	(Cuboides)
Metapodium	Metacarpalia I—V (Mc I—V)		Metacarpalia I—V (Mt I—V)	
Acropodium	Phalanges (von Basis nach Spitze zu mit ph_1, ph_2 . . . bezeichnet).			

außerdem aber noch eine große Zahl von Skelettanlagen, welche inkonstant auftreten, große Verschiedenheiten untereinander bei den verschiedenen Tetrapoden besitzen und auch zu den kanonischen Elementen differente Beziehungen aufweisen. Es ist infolgedessen noch zweifelhaft, wie sie sich genetisch zu den kanonischen Bestandteilen verhalten. Sie werden überzählige oder accessorische Elemente des Autopodium (auch Sesambeine, Ossicula sesamoidea) genannt. Einen Begriff von der Zahl derselben und von ihren Lagebeziehungen zu den kanonischen Teilen giebt Fig. 250 für die menschliche Hand. In dieser sind schematisch alle bei den verschiedensten Individuen embryonal und im fertigen Zustand gefundenen Bestandteile des Handwurzelskelettes vereinigt (Thilenius 1896 nach dem Vorgang Pfitzner's 1893).

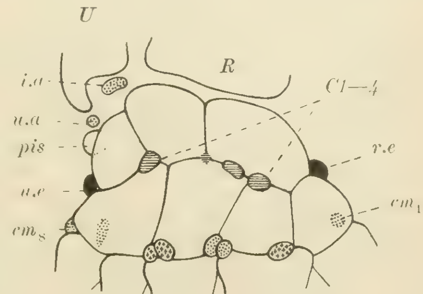


Fig. 250. Schema der selbständigen Anlagen accessorischer Elemente des menschlichen Carpus. (Die Carpo-metacarpalia 2, 5 und 6 sind bisher nur beim Erwachsenen selbständig gefunden — mit Kreuzchen bezeichnet.) Die dorsalen Elemente mit Konturlinie, die volaren ohne eine solche. Nach Thilenius.

Es erscheint mir wichtiger bei der Behandlung dieser Elemente eine kritische Uebersicht über die Versuche und Möglichkeiten zu geben, dieselben von dem primären Extremitätenskelett abzuleiten oder ihre autochthone Natur nachzuweisen als für alle in eine gleich ausführliche Detailbeschreibung einzutreten. Denn nur die ersteren, primären Bestandteile des Extremitätenskelettes besitzen für eine historische Untersuchung große Wichtigkeit; die letzteren als sekundäre Neubildungen können eine solche nicht beanspruchen. Es wird sich deshalb nur für die sicher primären Bestandteile dieser Vorfrage ein specieller Teil anschließen.

Das Problem der primären und sekundären Be-

1) i ist hier nochmals angeführt wegen der (sekundären) Einlagerung in das Autopodium bei vielen Tetrapoden.

standteile des Autopodium[1]). Die ontogenetische Behandlung hat ergeben, daß gerade so wie im Stylo- und Zeugopodium auch im Autopodium innerhalb der Vorknorpelplatte Chondrifikationscentren, nur in viel größerer Zahl, auftreten. Es ist dabei von größter Wichtigkeit, daß bei niederen Tetrapoden aus diesen Frühanlagen wohlentwickelte und funktionierende Bestandteile des fertigen Gliedmaßenskelettes hervorgehen, und daß bei höheren Wirbeltieren sich zweifellose Homologa dieser Elemente nachweisen lassen. Es ist dies z. B. bei allen oben als kanonische Bestandteile des Autopodium aufgeführten Centren der Fall. Es kann allerdings bei höheren Tetrapoden eine Rückbildung im fertigen Zustand eingetreten sein (z. B. beim Centrale der vorderen Extremitäten). Diese kann aber meistens in der Ontogenie noch gradatim verfolgt werden. Vor allem steht die Homologie mit den vollentwickelten entsprechenden Elementen bei niederen Vertebraten fest[2]).

Viel schwieriger ist es bei solchen Skelettelementen, deren Anlagen von diesen Merkmalen wohl einiges, aber nicht alles besitzen, die Frage zu entscheiden, ob sie sich zu den primären Bestandteilen heterogenetisch verhalten (d. h. ob sie ihre mehr oder minder große Uebereinstimmung mit letzteren einer konvergenten Entwickelung verdanken) oder ob das Verhältnis ein homoiogenetisches ist (d. h. ob sie nicht ursprünglich einander gleich und nur nachträglich einander unähnlicher geworden sind). Das erstere nimmt die progressivistische, das letztere die atavistische Hypothese an. Unter diese Frage fallen alle accessorischen Elemente des Gliedmaßenskelettes.

Trotz der großen Untersuchungs- und Geistesarbeit, welche auf dieses Problem verwendet wurde, ist es nicht gelöst. Doch offenbart sich hier dem kritischen Beobachter ein Hebelpunkt, an welchem fast alle Richtungen der Morphologie ihre ganze Kraft angesetzt haben und ihre methodische Eigenart bekunden. Ich kann nur das Charakteristischste der ontogenetischen Versuche hier anführen, ohne auf Vollständigkeit der Berichterstattung bei der Fülle des Materiales ausgehen zu können. Anderes berühre ich nur kurz da, wo die kritische Abwertung es verlangt.

Die Argumente, welche zur Lösung der Frage, ob und welche accessorischen Elemente primärer Natur seien, verwendet wurden, sind zunächst histiogenetischer Natur. Die meisten Accessoria entstehen in der Ontogenie knorpelig[3]). Dies allein wurde schon als Beweis für ihre Abstammung vom primären Skelett angesehen (vor allem von Thilenius u. v. a.) Doch sind uns mancherlei Stellen des Körpers bekannt, wo Knorpel auftritt, ohne daß an einen direkten

1) Manche Autoren reservieren die Bezeichnung Chiridium (und natürlich damit alle dessen Teile) ausschließlich für die primären Elemente. Doch fasse ich den Begriff nicht so enge, weil gerade die Grenze zwischen primären und sekundären Bestandteilen des Gliedmaßenskelettes zur Zeit nicht scharf gezogen werden kann.

2) Einen völlig anderen Standpunkt nimmt neuerdings Strasser (1902) ein. Vorläufig liegt nur ein kurzes Referat über den Vortrag vor.

3) Nesbitt (1736), W. Gruber (1875), Born (1876), Leche (1879), Retterer (1884, 1885), Baur (1888), E. Rosenberg (1892), Pfitzner (1892), Mehnert (1897), Nassonow (1896), Thilenius (1896, 1897), E. Fischer (1903) u. a. — Auch im fertigen Zustand ist die ehemals knorpelige Anlage noch an den restierenden hyalin-knorpeligen Gelenkflächen zu erkennen.

Zusammenhang mit primären Skelettanlagen gedacht werden kann. Es ist dieses Argument also allein nicht stichhaltig [1]).

Bei den der Clavicula höherer Amnioten zu Grunde liegenden Knorpelanlagen wurde bereits darauf hingewiesen, daß dort eine Beziehung derselben zum primären Skelett fraglich ist (p. 263, dort auch Beispiele von anderen Körperteilen). Das rein histiogenetische Merkmal des Vorhandenseins von Knorpel ist also differential-diagnostisch für unsere Frage ziemlich wertlos. Bei manchen Sesambeinen der Extremitäten kommt eine besondere topographische Schwierigkeit hinzu, die darin besteht, daß manche dieser Chondrifikationen sich in beträchtlicher Entfernung vom primären Skelett entwickeln und zwar an Stellen, wo verschiedenartige Sehnen sich miteinander verbinden oder wo irgendwelche Faserverfilzungen vorhanden sind [2]). Auch besitzen diese Knorpel ein besonderes histiologisches Merkmal [3]), welches sie dem „vesikulösen Stützgewebe" der Myxinoiden (J. Schaffer) an die Seite stellt. Rückbildungserscheinungen am Knorpel sind davon völlig verschieden. Es wird vielmehr dieses Gewebe als ein Knorpel in statu nascendi histologisch bezeichnet und dadurch begreiflich, daß es auch entfernt von dem bereits vorhandenen, alten Knorpelskelett der Gliedmaße entsteht. So ist gerade bei den Sesambeinen die Neubildung von Knorpelgewebe wohl begründet [4]).

Selbstverständlich entscheidet unsere Feststellung, daß die knorpelige Anlage an sich nichts für die primäre Abstammung eines Elementes beweise, generell keineswegs, daß etwa überhaupt kein Accessorium solcher Herkunft sei. Es liegen vielmehr Versuche vor, für einzelne Sesambeine durch andere histiogenetische Argumente eine Ableitung vom primären Skelett zu begründen. Die Knorpel entstehen bei letzterem wohl als separate Centren, aber immerhin als Einlagerungen in einer allen gemeinsamen vorknorpeligen Grundlage. Man ist also darauf ausgegangen (so, wie ich die hier folgenden Versuche auffasse) entweder für mehrere Anlagen von Accessoria eine

1) Die bindegewebig sich differenzierenden Sesambeine (Sesamoide, Pfitzner) sind im Sinne der progrevistischen Hypothese Vorstufen, auf welche bei höherer Ausbildung Chondrifikation und Ersatzknochenbildung folgen würden (Emery 1901 u. a.). Die atavistische Hypothese dagegen vermutet in ihnen Rudimente (insbesondere Thilenius 1896). Da in der That kanonische Skelettstücke, welche rudimentär werden, in der Ontogenese manchmal nur mehr in Form von Mesenchymverdichtungen gefunden werden und keine Spur hyalinen Knorpels erkennen lassen, so ist die Möglichkeit, die Sesamoide als Rudimente zu deuten, nicht zu bestreiten. Selbst für den Fall, daß im Specialfall bewiesen würde, daß ein Sesamoid ursprünglich knorpelig war, läge der Fall jedoch immer noch so wie oben bei den Accessoria, deren knorpelige Anlage außer Frage steht, d. h. dieses histiogenetische Faktum würde über die Zugehörigkeit zum primären Skelett nichts entscheiden.

2) Von Fürbringer (1888, p. 881) ist eine Reihe solcher Fälle zusammengestellt worden: Knötchen der Achillessehne des Frosches, Sesambein in der Tendo achillis von Homo, in der Sehne des Musc. extens. metacarpi radialis superficialis mancher Vögel, in den Mm. flexores perforantes von Hand und Fuß gewisser Sauropsiden.

3) Rollett (1871), Renaut (1872), Ranvier (1889), Schaffer (1903): besonders auch an Höckern und Scheiden des Sehnenapparates von Vögeln nachgewiesen.

4) Es ist dabei allerdings noch nicht untersucht (und vielleicht mit unseren jetzigen Methoden auch nicht entscheidbar), woher die Zellen stammen, welche jene Neubildungen einleiten. Gemeinhin nennt man den histiogenetischen Vorgang eine Metaplasie, ohne damit zu rechnen, daß doch auch skeletogene Zellen aus den primären Anlagen auswandern und sich am Aufbau des neu entstehenden Knorpels beteiligen könnten.

ihnen gemeinsame und ihnen zeitlich in der Ontogenese vorausgehende Vorknorpellamelle nachzuweisen oder nach einer skeletogenen Verbindung mit der einheitlichen Skelettplatte selbst zu suchen. So zeigt sich bei Fledermausembryonen (Leboucq 1899) an Stelle des späteren Pisiforme eine bauchige Ausladung der Vorknorpelplatte im Chiridium (Fig. 251a, *Pis*). Etwas später tritt peripher

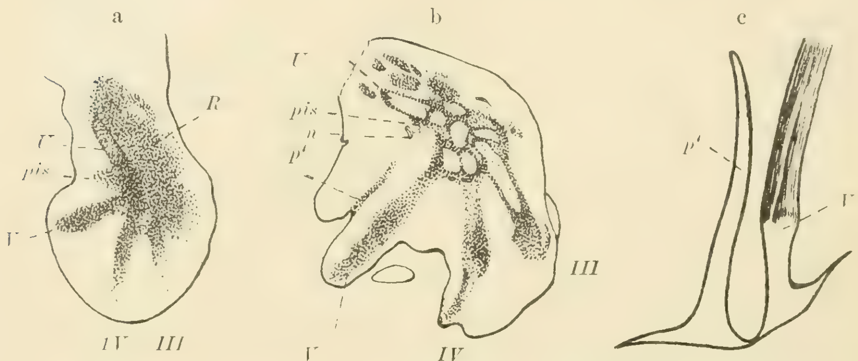


Fig. 251. Entwickelung des Handskelettes von Vespertilio murinus. Nach Leboucq. Mit Benutzung der Originalpräparate des Autors.

in der Handplatte eine Verdichtung auf (*p'* Fig. 251b), aus welcher sich der Knorpel eines den Fledermäusen eigentümlichen, T-förmigen Accessorium entwickelt (Fig. 251c, *p'*). Beide Vorknorpel (*pis* und *p'*, Fig. 251b) stehen durch einen dünnen Gewebsstreifen miteinander und also mit der primären Prochondralplatte in kontinuierlicher Verbindung. Die oben geforderten Kriterien sind also vorhanden. Später verlieren die separat entstehenden Centren *pis* und *p'* und ihre ossifizierten Abkömmlinge jegliche Verbindung miteinander und rücken weiter auseinander.

Ich erblicke in diesen und ähnlichen Fällen einen gangbaren, aber noch nicht völlig sicheren [1]) Weg, über die Natur von Accessoria Klarheit zu gewinnen.

Wie histiogenetisch die Entwickelung der Sesambeine mit derjenigen der kanonischen Elemente verglichen werden kann, so ist es ferner auch möglich, morphogenetische Merkmale dazu zu benutzen. Es wurde bei manchen Skelettteilen keine selbständige An-

1) Zur Vorsicht muß der Umstand veranlassen, daß der Vorknorpel als Gewebsform etwas so schwer Bestimmbares ist. So braucht auch Leboucq für den Verbindungsstrang zwischen *pis* und *p'* nur unbestimmte histiologische Bezeichnungen (traînée fibreuse, traînée des cellules très nettement visible). Ich bin nach der Prüfung der Originalpräparate des Autors, welche mir freundlichst zur Verfügung gestellt waren, der Gewebsbeschaffenheit des betreffenden Stranges an der kritischen Stelle nicht sicher. Gerade darauf, ob die gemeinsame Grundlage der in Frage kommenden Skelettstücke wirklich aus primärem skeletogenen Material besteht und nicht etwa eine sekundäre Brücke zwischen heterogenetischen Elementen darstellt, darauf kommt es schließlich allein an. Es bedarf neuer, verfeinerter Methoden, um diese histiogenetische Frage aufzuklären. Nach solchen müßte in Zukunft gesucht werden. Vergl. auch Fälle von Emery 1891.

In dem Fall der Fledermaus tritt übrigens schon ein morphogenetisches Moment zu Tage, da *pis* und *p'* zusammen mit ihrem Verbindungsstrang einem vom Carpus ausgehenden (6.) Skelettstrahl verglichen werden können. Ich komme darauf im Text zurück.

lage, sondern eine partielle, sich allmählich komplettierende **Abspaltung** derselben von kanonischen Elementen des Autopodium beobachtet. Es ist hier erforderlich, die einzelnen Befunde zu betrachten.

Bei Walembryonen sind Abspaltungen am ulnaren Rand des Handskelettes nicht selten (KÜKENTHAL 1888, 1890, von LEBOUCQ bestätigt). Sie kommen bei Phalangen des 5. Fingers von Beluga vor (Fig. 252b).

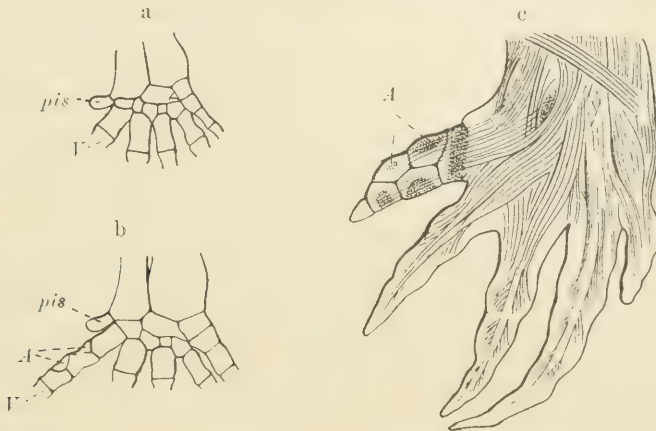


Fig. 252. Abspaltung von Accessoria (A) am Rand des 5. Fingers bei Beluga leucas. a, b von verschieden alten Embryonen, c vom erwachsenen Tier. Nach KÜKENTHAL.

Auch das Pisiforme ist in jüngsten Stadien gewisser Wale (Globiocephalus) individuell in Zusammenhang mit der Ulna, während gemeinhin beide voneinander getrennt sind. Gewiß ist nach diesen Befunden nicht zu bezweifeln, daß sich bei Walembryonen durch Längsgliederung Elemente von den kanonischen Skelettstücken abspalten. Erheben sich aber diese Fälle über gelegentliche Spaltbildungen bei menschlichen Gliedmaßen [1]) (Schizodactylie)?

Es werden außerdem die Sesambeine, welche als Varietäten im menschlichen Handskelett gefunden werden (besonders die metacarpo-phalangealen und carpalen Accessoria) als Abspaltungen von den kanonischen Elementen angesehen (LEBOUCQ 1894). Doch sind diese Beobachtungen eigentlich nicht ontogenetischer Art. Denn es wird daraus, daß bei ganz jungen embryonalen Individuen außer den kanonischen Elementen keine separaten Anlagen gefunden wurden, geschlossen, daß da, wo solche später vorkommen, eine Abspaltung stattgefunden haben müsse. Eine wirkliche Embryonalanlage der betreffenden Accessoria könnte trotzdem ganz andere Resultate zeigen. Die Befunde von THILENIUS (1896) machen in der That die selbständige Anlage aller Accessoria wahrscheinlich [2]).

---

1) Es sind die Beobachtungen bei den einzelnen Walspecies doch zu spärlich (was bei dem seltenen Material gewiß begreiflich ist), als daß sie dem Postulat einer kompletten Entwickelungsserie genügen könnten. Eine solche allein würde uns aufklären können darüber, ob hier typische oder gelegentliche Prozesse walten. Die Varietätsstatistik, welche weiterhin in Betracht käme, ist völlig unmöglich ohne großes Material.

2) So wie die Abspaltung ist auch die **Verwachsung von Accessoria mit kanonischen Elementen** als Kennzeichen homoiogenetischer Herkunft

Die Versuche, Accessoria als direkte Abkömmlinge von kanonischen Elementen nachzuweisen, sind also zur Zeit noch nicht hinreichend fundiert. Es giebt außerdem Autoren, welche indirekte Verwandtschaftsnachweise zwischen accessorischen und kanonischen Elementen auf morphogenetischem Wege aufstellten. Handelt es sich bei den ersteren gegebenenfalls um Homologieen, so können hier nur Homonomieen als Grundlagen für weitere Schlußfolgerungen gewonnen werden. Denn selbst, wenn die Aehnlichkeiten der Entwickelungsstadien eines bestimmten Skelettteiles im Autopodium noch so groß erscheinen mit der Entwickelung eines Nachbarn in demselben Autopodium, so kann sich doch dahinter weit eher eine fundamentale Verschiedenheit verbergen, als wenn beide in die direkte Descendenz eines gemeinsamen Vorfahren fallen, wie dies bei der speciellen Homologie der Fall ist. Die hier zu besprechenden Fälle sind also an sich schon weniger beweiskräftig als solche, welche zu der an erster Stelle erwähnten Gruppe gehören.

Von den rudimentären Baustücken des primären Skelettes ist bekannt, daß sie sich noch gelegentlich in den ersten Entwickelungsstadien komplett anlegen, vielleicht auch noch eine Weile den progressiven Gang der weiteren Entwickelung mitmachen, dann aber unaufhaltsam auf regressiver Bahn bis zu dem rudimentären Endzustand herabsinken. Für eine komplette Anlage nach Art der kanonischen Elemente ist es nun charakteristisch, daß das Skelett sich durch die ganze Dicke des Chiridium erstreckt (es wurde dies von E. Rosenberg 1892 beim Centrale von Emys lutaria als wichtiges Merkmal nachgewiesen). Auf diesen Punkt scheint bei den Accessoria wenig geachtet worden zu sein. In vielen Fällen machen aber die Autoren für die Anlage von solchen die Angabe, daß sie sich auf eine Seite des Autopodium beschränke (z. B. Anlage des Pisiforme beim menschlichen Embryo [Fig. 253, Leboucq 1884], viele überzählige Elemente des Carpus und Tarsus bei Homo [Thilenius 1895]). Eine komplette Anlage der oben erwähnten Art ist mir nicht bekannt.

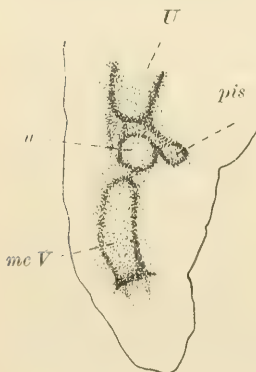


Fig. 253. Dorso-ventraler Längsschnitt durch die Hand eines menschlichen Fötus. Nach Lebocq.

Das zeitliche Moment, welches darin besteht, daß die komplette Anlage synchron mit den kanonischen Elementen auftauchen

beider bezeichnet worden. Solche Konkrescenzen wurden häufig gesehen (E. Rosenberg 1892 bei Emys taurica: Accessorium ext. mit Radiocentrale; C. K. Hoffmann ebenfalls bei Schildkröten, Leche 1884 und Tornier 1891 bei Mammalia). Besonders oft kommen solche Konkrescenzen zwischen kanonischen Elementen selbst vor (Carpalia und Tarsalia). Aber dies involviert nicht, daß nur Elemente gleicher Herkunft miteinander verschmelzen könnten. Die heterogensten Körperelemente haben sich an gewissen Stellen zur Bildung neuer Bauformen des Wirbeltierkörpers zusamengefunden (Zusammentreffen dermaler und autochthoner Knochen in der Genese des Wirbelthierschädels, der Flossen der Teleostier etc.). So existiert denn auch die entgegengesetzte Deutung in der Litteratur, daß bei den Konkrescenzen von kanonischen und accessorischen Bestandteilen des Autopodium sich der Eintritt sekundärer Elemente in das primäre Chiridium vor unseren Augen vollziehe (Tornier 1891, p. 136).

muß, ist planmäßiger untersucht, aber ebenfalls in den meisten Fällen negativ entschieden worden. Die meisten Accessoria entstehen spät, manche sogar erst im postfötalen Leben (viele Fälle von TORNIER [1891, p. 194] zusammengestellt). Es sind jedoch auch einige bekannt, wo gleichzeitige Anlage oder doch nur geringe Verspätung gegenüber den kanonischen Elementen konstatiert wurde [1]). Ich nenne das Accessorium tibiale des Tarsus von Cavia cobaya (BAUR 1885, von diesem als kanonisches Tibiale gedeutet, s. folg. Abschn.) und das Pisiforme bei Homo (LEBOUCQ 1884, p. 79). In solchen Fällen besteht ein sehr beachtenswertes Hilfsargument für den Beweis im Sinne der atavistischen Hypothese.

Dagegen kann weder die verspätete noch die räumlich inkomplette Anlage von Accessoria im Sinn der einen oder anderen Hypothese verwendet werden, wie dies vielfach geschehen ist. Excessive Fälle scheiden allerdings hier aus. (So ist z. B. eine Verspätung der Anlage bis auf späte Fötal- oder sogar Postfötalzeiten bei kanonischen Elementen nicht bekannt, bei accessorischen dagegen nicht selten und deshalb im Sinne der progressivistischen Hypothese wohl verwendbar.) Es werden weiter unten noch viele Fälle mitgeteilt werden, in welchen auch bei kanonischen Elementen eine inkomplette und verspätete Anlage beobachtet wurde. Umgekehrt zu behaupten, daß Aehnlichkeiten in solcher Beschränkung (zeitliche Verspätung, Unvollständigkeit der Frühanlage und andere, rudimentären Primärbildungen zukommende Merkmale) zwischen accessorischen und kanonischen Elementen auf Homoiogenese hinweise, wie dies auch geschehen ist, erübrigt sich von selbst. Die Gypsimitation eines Marmorbildwerks mag dem verstümmelten und verdorbenen Original zum Verwechseln ähnlich geraten sein, Kopie wird darum nie Original und Gyps nicht Marmor.

Zu den indirekten morphogenetischen Argumentationen gehört auch der Versuch, eine Reihenbildung zwischen accessorischen und kanonischen Elementen nachzuweisen. Es kommt dabei besonders auf die Situation der überzähligen Anlagen an. Man kann flächen- und randständige Accessoria unterscheiden, d. h. solche, welche sich ventral oder dorsal im Autopodium selbst ausbilden und solche, welche lateral von ihm (prä- oder postaxial) situiert sind (vergl. Fig. 250). Beide Arten könnten aus entfernterer Lage in ihre jetzige Position hineingeraten und so dem Autopodium sekundär angegliedert worden oder umgekehrt auf dem Wege sein, die Lage innerhalb des Autopodium

1) Allerdings sind hier manche Fälle auszuscheiden, in welchen nämlich nur indirekt der Zeitpunkt des ersten Auftretens einer accessorischen Anlage erschlossen wurde, weil keine kontinuierliche und hinreichend umfassende Serie von Entwickelungsstadien zur Verfügung des Untersuchers war. Es ist der indirekte Schluß dann häufig daraus abgeleitet worden, daß in späteren Stadien die histologische Differenzierung des betreffenden Accessorium mit derjenigen eines kanonischen Elementes verglichen und, wenn beide gleich hoch differenziert waren (z. B. hyaline Grundsubstanz von gleicher Dicke der Ablagerung besaßen), angenommen wurde, es müsse von beiden die gleiche Zeitspanne der Entwickelung zurückgelegt worden sein, um diese Entwickelungsstufe zu erreichen. So ergab sich durch diese Art der Rekonstruktion Synchronismus der Anlage mit derjenigen der kanonischen Elemente (z. B. radiales Sesambein des Carpus bei Emys, E. ROSENBERG 1892, u. a.). Es sind aber große Differenzen im Tempo der histiogenetischen Entwickelung auch bei kanonischen Elementen bekannt geworden (insbesondere bei MEHNERT 1897). Der erwähnte Rückschluß ist also keineswegs zwingend. Es muß vielmehr der direkte Nachweis für synchrone Anlagen durch Beobachtung einer kompletten Serienfolge verlangt werden.

zu verlassen, um sich gänzlich von ihm zu trennen. Im ersteren Sinn sind die Konkrescenzen von Accessoria mit Primärbestandteilen des Carpus und Tarsus, über welche oben berichtet wurde, vielfach verwertet worden. Für die letztere Alternative hat Leboucq (1884) seine Beobachtung gedeutet, daß bei Mammaliern die Anlage des Pisiforme einen Fortsatz zwischen Ulna und Ulnare hineinsendet, welcher bis zum Intermedium zu verfolgen ist. Der Meniscus interarticularis im Handgelenk und ein Knorpelchen zwischen Ulna und Radius [1]) werden als Derivate dieses Teiles des Pisiforme bezeichnet, und demnach als Relikte aufgefaßt, welche jenes Element bei seiner Auswanderung aus dem Carpus zurückließ.

Es gehen also hier die Ansichten sehr auseinander. Wenn auch ein sicheres Resultat über die ursprüngliche Situation der Accessoria und ihre nachträglichen Verschiebungen noch nicht erreicht ist (zum Teil weil für unsere heutigen Beobachtungsmittel die meisten Elemente gleich dort sichtbar werden, wo sie zeitlebens liegen), so sind doch gerade von solchen Untersuchungen, besonders mit verfeinerten Methoden, entscheidende Aufschlüsse zu erwarten. Generell dürfte natürlich ein Specialfund nicht verwertet werden. Denn sehr wohl könnte bei der Verschiebung das eine Element diese, das andere eine ganz andere Richtung eingeschlagen haben. Schieben sich aber wirklich Accessoria ursprünglich zwischen die kanonischen Elemente ein, so können Reihenbildungen, deren Komponenten aus kanonischen und accessorischen Skelettstücken bestehen, sehr wohl mit den Reihen (Radien) verglichen werden, welche im Meta- und Acropodium die Regel sind. Es fragt sich jedoch, ob auch im Basipodium Fortsetzungen jener Radien der terminalen Partieen nachzuweisen sind (eine Frage, welche später noch besonders behandelt werden wird), und so spielt in dieses Kapitel jenes andere Problem hinein, ob Accessoria im Meta- und Acropodium allein, oder auch im Basipodium an einer Reihenbildung beteiligt sein können.

Wie wir uns die Reihen denken können, um die es sich hier handelt, illustrieren die Befunde von Born (1875) am Tarsus der Anuren. Bei Rana liegen am tibialen Fußrand vier in einer Längsreihe aufeinanderfolgende Knorpelchen (Fig. 254), von welchen das basale a mit einem Tarsale, das zweite a_1 mit einem Metatarsale, die beiden letzten a_2, a_3 mit Phalangen der typischen 5 Zehen, aus welchen sich der Fuß zusammensetzt, verglichen wurden [2]). Wegen der Aehnlich-

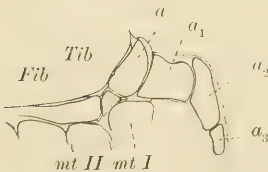


Fig. 254. Accessoria am tibialen Fußrand von Rana esculenta. Nach Born.

1) Es wurde unter anderem auch bei menschlichen Embryonen gefunden (von Thilenius (1895) bestätigt und als Os intermedium antebrachii bezeichnet). — Leboucq befindet sich übrigens in diesem Punkt in Kontroverse mit Thilenius (1895, p. 3 u. 4), da letzterer gerade den Zusammenhang zwischen den Anlagen des Meniscus, des accessorischen Knorpelchens zwischen Ulna und Radius und des Pisiforme für alle Entwickelungsperioden leugnet. — Auch Leche (1884) hat Anlagen von Accessoria bei Mammaliern in den Reihen der kanonischen Carpalia beschrieben, hält aber selbst neuerdings seine frühere Ansicht nicht mehr aufrecht, daß jene primärer Natur seien. Vergl. auch p. 298, Anm. 1.

2) Bei anderen Anuren kommen sogar 3 Knorpel, welche Phalangen zu vergleichen wären, vor. Selbst ein Nagel wird manchmal (Xenopus, Rhinophrynus) auf dem Endstück gefunden. Doch wird von ähnlichen Bildungen bei höheren Tieren

keit mit den von kanonischen Elementen gebildeten Reihen werden diese als überzählige Finger (Zehen) bezeichnet. Wir betreten hiermit das Gebiet der Hyper- und Oligodactylie [1]). Indem ich auf dieses eingehe, habe ich gleichzeitig die vergleichend-morphologischen Argumente zu berücksichtigen, welche bei der Bestimmung über die Herkunft der Accessoria in Betracht kommen. Denn diese Argumente sind besonders wichtig für die Fragen der Oligo- und Hyperdactylie.

Um eine primäre Hyperdactylie wahrscheinlich zu finden, handelt es sich zunächst darum, welche Sesambeine überhaupt konstant genug auftreten, um als gemeinsames Erbteil aller Tetrapoden zu gelten [2]). Leider herrscht hier noch ein Wirrsal der verschiedensten Angaben und Deutungen. Ich beschränke mich deshalb darauf, eine tabellarische Uebersicht [3]) über die randständigen Accessoria des Autopodium zu geben, um wenigstens zeigen zu können, in welcher Zahl dieselben gefunden worden sind (p. 304).

Einen Ausweg aus dem Wirrsal schwankender und schwer zu deutender Befunde hat Gegenbaur (1880) zu geben gesucht, indem er die Frage aufwarf, ob denn der Atavus bekannt sei, auf welchen diese prä- und postaxialen Rudimente seitens der atavistischen Hypothese bezogen werden möchten. Wüßten wir, daß wirklich einmal bei Tetrapoden eine Hand oder ein Fuß mit komplettem Präpollex oder

(Bardeleben 1894) neuerdings angegeben, es handle sich nicht um Nägel, sondern um Hautschwielen (Eimer 1902, p. 213). Pfitzner (1892) bezweifelt andererseits, daß Nägel ein Charakteristicum eines Fingerendes seien, weil sich bei Amputationen auch am Stumpf Nägel als Neubildung einstellen können.

1) In der Hypothese, daß ursprünglich das Chiridium mehr als 5 Finger (Zehen) besessen habe, hat sich die atavistische Hypothese zu dem Versuch erhoben, die bei den verschiedensten Tetrapoden vorkommenden Sesambeine zu einem einheitlichen Schema zusammenzufassen. — In der Oligodactylie wird von den meisten Autoren eine Rückbildung gegenüber pentadactylen Vorfahren gesehen (s. Text w. u.). Ich bespreche sie jedoch hier gleich im Anschluß an die Hyperdactylie. — Zum Vergleich der fraglichen Reihenbildungen mit primären Strahlen sind auch die Beziehungen zu den Weichteilen (Muskeln, Gefäßen, Nerven, Carlsson 1890, v. Bardeleben 1894, Leboucq 1898, Ballowitz 1904) herangezogen worden. Es sind dies vergleichend-anatomische Untersuchungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann.

2) Die Konstanz des Auftretens ist erst ersichtlich, wenn feststeht, welche Sesambeine bei den verschiedenen Wirbeltieren einander homolog sind. Gerade hier herrscht eine außerordentliche Divergenz der Ansichten. Zum Teil hat dieselbe darin ihren Grund, daß Skelettstücke, welche sich äußerlich ähnlich sehen, an nicht identischen Lokalitäten gefunden werden. Die einen Autoren sehen dies als Folge von Verschiebungen an und halten an der Homologie der betreffenden Elemente fest; die anderen betrachten die verschiedene Lokalisation als Beweis für ahomologe Entstehung (z. B. Pisiforme bei Reptilien und Mammaliern A. Carlsson 1890, E. Rosenberg 1892, Pfitzner 1892, Thilenius 1896 u. a.). Ferner wird ein und dasselbe Stück manchmal von der einen Gruppe der Autoren als Rest eines zu Grunde gehenden kanonischen Strahles gedeutet, während die andere es auf einen überzähligen Finger bezieht (z. B. die radiale Reihe von Accessoria beim Carpus der Anuren gleich Daumen nach Gegenbaur 1864 u. v. a.; gleich Präpollex nach Emery 1894, Perrin 1896 u. a.; das am tibialen Fußrand der Mammalier liegende Knorpel- und Knochenstück von Baur (1884) zuerst als Prähallux bezeichnet, nach Baur seit 1889, Emery 1901 für kanonisches Tibiale gehalten).

3) Die meisten hier aufgeführten Accessoria sind embryologisch bekannt. Die beigegebenen litterarischen Notizen mögen für den Anfang einer genaueren Orientierung an die Hand gehen. Vollständig sind dieselben nicht. Die mir fraglichen Accessoria bezeichnete ich durch ? . — Auch die flächenständigen Sesambeine sind auf ihre Konstanz hin geprüft worden; doch ist bei ihnen die Bestimmung der Homologien noch schwieriger, auch ihr Vorkommen bei niederen Tetrapoden weit spärlicher als bei den randständigen Accessoria (siehe Thilenius 1896).

Randständige Accessoria des Autopodium.

Präaxiale Accessoria (sog. Präpollex, s. -hallux) Hand		Fuß			Postaxiale Accessoria (sog. Postminimus) Hand		Fuß		
Alle Urodelen (Emery 1894; nach den übrigen Autoren = c_1 [c_2])	1?	Vereinzelte Urodelen (Wiedersheim 1876, Kehrer 1886, Baur 1888, Osawa 1902, u. a.)	1—2	Amphibien	Vacat bei Amphibien (fast alle Autoren)	0	Vereinzelte Urodelen (Hyrtl 1865, Wiedersheim 1876, Baur 1888)	1—2	Amphibien
Nur bei Cryptobranchus (Kehrer 1886, Osawa 1902)	1	Alle Anuren (Gegenbaur 1864, Born 1875, Baur 1888 u. a.)	2—4		Pelobates: vorübergehende separate Existenz, später Verwachsung mit u (Emery 1894)	1	.		
Alle Anuren (Emery 1894, Perrin 1896 u.a.)	1-5 ?								
Vacat bei allen Amphibien (Baur 1890 u. a.)	0								
Chelonier (Gegenbaur 1864, E. Rosenberg 1875, C. K. Hoffmann 1877—78, Kehrer 1886, Mehnert 1897)	1	Chelonier (embryonal Baur 1885)	1?	Reptilien	Hatteria (Günther 1868, Baur 1885, Schauinsland 1903)	1	Vacat (nach Baur (1885) ist der Mc v + Zehe gleich überzähligem Strahl bei Schildkrötenembryonen)	0	Reptilien
Theriodesmus (fossil, Seeley 1889, Bardeleben 1889)	2?	Plesiosaurus (fossil)	2		Lacertilier (Born 1876, C. Rabl 1903*)	1			
Lacertilier (Emery 1894)	1				Chelonier (E. Rosenberg 1875, 1892, Mehnert 1897, C. Rabl 1903*)	1			
					Ichthyosaurus, Baptanodon (fossil)	3 bis viele			
Nach W. K. Parker (1888) beim Hühnchen, jedoch nach Norsa (1894) ohne separate Anlage	0	Vacat	0	Vögel	Vorübergehende Anlage nach Norsa 1894	1	Vacat	0	Vögel
Monotremen, Marsupialier (Emery 1901)	1—2	Monotremen (Emery 1901)	1	Säugetiere	Pisiforme (Albinus u. v. a.; v. Bardeleben (1894) giebt zwei Knöchelchen an, aber bestritten von Eimer 1901 u. a.)	1	Vacat (manche Autoren halten den Calcaneus bei Homo für partiell homodynam dem Pisiforme, Bardeleben 1894. Dasselbe nimmt Leboucq 1899 für die Fledermaus an)	1?	Säugetiere
Sesambein im Musk. abd. pollicis vieler Mammal. (Mivart 1871, E. Rosenberg 1875, Leche 1884, Leboucq 1884, Baur 1885 u. a.)	1	Marsupialier (Baur 1885, Emery)	1—2		Fledermausembryo (Leboucq 1899)	2			
Vereinzelte Nager (Baur 1885, Bardeleben 1885, 1890, Emery 1890, 1891)	2	Raubtiere u. v. a. Mamm. (Blainville u. v. a., s. Tornier 1891)	4		Kaninchenembryo (Emery 1901)				
Proboscidier: Hyraxembryo (E. Fischer 1903)	2	Homo (separate Anlage der Tuberositas navicularis Bardeleben 1885, Thilenius 1896)	1						
Affenembryo (Kehrer 1886)	2								
Homo embryo (Thilenius 1896)	2								

Postminimus existiert hätte und wie diese überzähligen Strahlen zusammengesetzt und dem Autopodium eingegliedert gewesen wären, so hätten wir das Instrument, das mit größerer Sicherheit den Vergleich der Randaccessoria ermöglichen würde. Da aber nur Rudimente außer den 5 kanonischen Fingern bekannt sind, so sind alle Versuche nicht über vage Vermutungen hinausgekommen.

Freilich kommen als Varietäten polydactyle Mißbildungen vor (vergl. Kap. III [8]). Zum größten Teil sind sie mit anderen Mißbildungen vergesellschaftet (z. B. Einschaltungen von Fingern zwischen die gewöhnlichen in der Form spiegelbildlicher Vermehrung der normalen Strahlen; in diesen Fällen ist die Vermehrung als Doppelbildung zu bezeichnen: Diplochirie, Diplopodie). Oder es liegen Spaltungen einzelner Finger vor (Schizodactylie), wie daraus manchmal erkannt werden kann, daß der eine oder andere Bestandteil — Metacarpus, Metatarsus — noch beiden gemeinsam und einheitlich ist. Besonders wichtig für die Beurteilung der polydactylen Mißbildungen sind Parallelfälle, welche bei Säugern mit normal oligodactylen Extremitäten vorkommen. Es treten hier (z. B. beim Pferd, Schwein etc.) gelegentlich Varietäten auf, bei welchen mehr Strahlen als in der gewöhnlichen Reduktionsform vorhanden sind. Obwohl unter diesen Rückschläge auf uns (zum Teil auch paläontologisch) bekannte Vorstufen (wie Hipparion) vorkommen, hat sich doch in einem großen Teil der Fälle erweisen lassen, daß die überzähligen Elemente als Monstrositäten, nicht als Homonome der gewöhnlichen Zehen entstanden waren (Gegenbaur 1880, 1884, Boas 1884). Die polydactyle Varietät als solche kann also keine Sicherheit geben und nicht die direkte Kenntnis des hyperdactylen Atavus [1]) ersetzen.

Darwin (1868), welcher in der Polydactylie einen Atavismus erblickte, begründete dies durch die Vererbbarkeit derselben, für welche es zahlreiche (seitdem noch erhebliche vermehrte) Beispiele in der Kasuistik der Mißbildungen giebt. Es hat sich jedoch gezeigt, daß zweifellose Doppelbildungen ebenso häufig generationenweise bei einer Species auftreten können [2])

Die Oligodactylie [3]) gilt bei Amnioten, soweit sie sich in der normalen Entwickelung bildet, allgemein als Hemmungsbildung.

1) Von manchen Autoren wurde die polyaktinote Flosse der Halisaurier (Ichthyosaurus, Baptanodon) als Atavus angesehen (Gegenbaur 1870 [zeitweilig], E. Rosenberg 1875, Marsh 1880 u. a.). Doch waren auch bei diesen keine voll funktionierenden überzähligen Strahlen vorhanden. Höchst wahrscheinlich sind diese polyaktinoten Formen von den Extremitäten der Landreptilien abzuleiten und also sekundärer Art. — Wollte man auf die Fischflosse zurückgreifen, bei welcher die polyaktinote Extremität reich vertreten ist, so steht dem die völlig andere Form und Entwickelungsart der Accessoria bei Tetrapoden entgegen. — Den hypothetischen Grundplan des primären Chiridium, den man auf Grund der Lagerung und Entwickelung der kanonischen Elemente zu rekonstruieren versucht hat, zur Basis des Vergleiches machen, heißt Hypothesen auf Hypothesen gründen. Denn auch über jenen Grundplan herrscht keine Klarheit.

2) Es haben also auch Regenerationen gelegentlich amputierter hyperdactyler Finger, welche Darwin für häufig hielt (was übrigens Rüdinger 1876 bestritt) und als atavistisches Charakteristikum der Hyperdactylie anführte, kaum diese Bedeutung. Am ehesten würde die Verfolgung der Embryonalentwickelung hyperdactyler Extremitäten hier neuen Aufschluß geben. — Daß die Polydactylie nicht bloß auf Defektbildungen durch amniotische Fäden oder ähnliche äußere Druckwirkungen (Zander 1801, Tornier 1896) zurückzuführen sei, ist wohl vorauszusehen. Uebereinstimmende Polydactylieen in beiden Körperhälften, die häufig vorkommen, widerstreben solchen generalisierenden Annahmen völlig.

3) Vergl. hierzu den Abschnitt: Meta- und Acropodium.

In den meisten Fällen ist auch ontogenetisch die Anlage von fünf vorknorpeligen Radien noch zu finden (s. p. 284) und dadurch diese Annahme beweisbar. Bei Amphibien wird jedoch das Vorkommen von nur vier Zehen an der Hand als etwas Primitives (als eine Zwischenstufe zwischen mono- und pentadactylen Extremitäten, vergl. Schluß) betrachtet. Baur (1888), Zwick (1898) und Rabl (1901) sehen die Oligodactylie auf Grund des successiven Aussprossens der Finger in der Ontogenese der Urodelenhand als etwas Primäres an, andere Autoren (Shitkov 1899, Wiedersheim 1892) erörtern daraufhin die Möglichkeit einer solchen Auffassung. Doch ist bereits von Emery (1894) und Mehnert (1897) gegen diese Beweisführung geltend gemacht worden, daß die zeitliche Folge in der Entstehung der Finger schon bei Anuren eine andere und überhaupt in der Vertebratenreihe sehr wechselnde ist. Mit gewissem Recht könnte für alle diese Modalitäten, soweit sie richtig beobachtet sind, eine besondere Urform verlangt werden. — Von besonderer Wichtigkeit für diese Frage sind die Befunde von van Pee (1903). Jener Autor wies bei Larven von Amphiuma noch Anlagen von 3 Strahlen nach, während bei ausgewachsenen Tieren dieser Art 3, 2 oder nur ein Finger gefunden wird (Fig. 255). Er stellte damit fest, daß bei einer Form mit weniger als 4 Zehen, welche im Licht jener Hypothese als phylogenetische Vorstufe der 4-fingrigen Arten erschien, in Wirklichkeit eine Reduktion eingetreten ist. Fürbringer (1902, 1903) hat auch für die 4-fingrigen Formen der Amphibien, bei welchen sich bisher ontogenetisch keine weitere Anlage eines Fingers finden ließ, die vergleichend-anatomischen Momente (relative Größe des Extremitätengürtels, allgemeine Körperform) und paläontologischen Funde erörtert, welche gegen primäre Oligodactylie sprechen.

Es sind schließlich noch physiologische Argumente geltend gemacht worden, welche über den atavistischen oder progressivistischen Charakter der Accessoria Auskunft geben sollten. Die Beziehungen der Sesambeine zu den Muskelsehnen sind es, welche hier eine große Rolle gespielt haben[1]). Ontogenetisch hat sich nach-

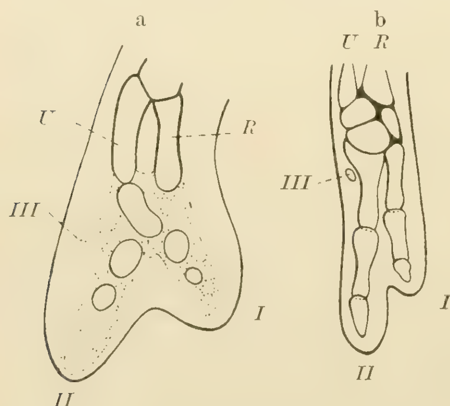


Fig. 255. Rückbildung des 3. Fingers bei Amphiuma (nach van Pee). a vordere Extremität einer Larve von 40 mm, b einer solchen von 127 mm Länge.

1) Im Sinn der atavistischen Hypothese sind diese Beziehungen so gedeutet worden, daß durch die Verwendung von Radienrudimenten seitens des motorischen Apparates der Extremität (als Hypomochlion, Verstärkungen der Gelenkkapsel, Widerlager für Bänderdruck u. dgl.) ein Funktionswechsel eingeleitet und dadurch ein völliges Verschwinden der betreffenden Elemente verhindert worden sei. Ja, nach dieser Auffassung kann auf die vorübergehende Reduktion eine Art Nachblüte durch progressive Entwickelung in neuer Richtung folgen. Andererseits benutzt die rein progressivistische Hypothese die Beziehung der Accessoria zu den Muskelsehnen, um die Neuentstehung von Sesambeinen aus rein mechanischen Gründen darzuthun. Es brauchen selbstredend beide Auffassungen keine generelle Bedeutung zu haben. Bei dem einen Accessorium könnte dieser, beim anderen jener Prozeß gewaltet haben.

weisen lassen, daß in vielen Fällen Anlagen von Accessoria früher auftreten als diejenigen von Gelenkspalten und Muskelsehnen überhaupt (Retterer 1884, 1885, E. Rosenberg 1892, Pfitzner 1893, Thilenius 1895, 1896). Auch liegen die Sesambeine den Muskelsehnen manchmal nur an, wenn letztere zuerst in der Entwickelung hervortreten, und verharren in dieser Lage häufig zeitlebens. Solche zeitliche und räumliche Diskrepanzen haben besonders Pfitzner und Thilenius Anlaß gegeben, eine Beziehung der Accessoria zu den Sehnen und Bändern gänzlich in Abrede zu stellen und die progressivistische Hypothese für unanwendbar zu erklären, weil — ohne Beteiligung der Sehnen und Bänder an der Neuentstehung der Sesambeine — der zureichende Grund für eine Neubildung fehle. Dagegen ist jedoch zu bedenken, daß häufig in der individuellen Entwickelung Korrelationen zwischen verschiedenen Anlagen, solange ihre Funktion nicht aktiviert ist, hintangehalten werden können und doch an dem Bestehen solcher Korrelationen in der Phylogenie festgehalten werden muß (z. B. Ausbildung der Gelenkform ohne Beziehung zur Muskelwirkung p. 286 u. dgl. m.). Es sei hier auch auf die hochgradige Selbstdifferenzierung hingewiesen, welche nach W. Roux in frühen Entwickelungsepochen allen Embryonalanlagen eigen ist.

Es ist bedauerlich, daß wir über die Korrelationen der Accessoria und Sesambeine im entwickelungsphysiologischen Sinn keine zuverlässige Kenntnis haben. So sind noch viele Details dunkel, namentlich daß manche Sesambeine überhaupt nie zu Sehnen in Beziehung treten; ferner daß dort gerade Sesambeine sich finden können, wo der Funktion nach keine erwartet werden sollten, und daß manchmal da, wo viele erwartet werden, keine zu finden sind (z. B. Metacarpo-phalangealgelenk von Daumen und Fingern bei Homo); schließlich die oft kolossale Größe der Sesambeine im Vergleich zur Stärke der benachbarten Sehne. Alle diese Fälle, welche von Pfitzner und Thilenius positiv gegen die progressivistische Hypothese angeführt werden, stellen aber nichts anderes als Lücken in unserer Erkenntnis dar.

Ueberblickt man die Argumente, welche für und wider die primäre Natur der Accessoria geltend gemacht worden sind, so ist keines für ausschlaggebend und beweiskräftig genug zu halten, um ein sicheres Urteil darauf zu gründen [1]). Ich werde mich deshalb im folgenden auf die kanonischen Elemente beschränken.

1) Manche Ansätze sind gemacht, welche zu einer Entscheidung für bestimmte Accessoria führen können. Ich verweise auf die Versuche, in Frühstadien der Entwickelung die feinere Materialanordnung und -verteilung zu verfolgen (p. 302). Wenn ich es deshalb nicht für ausgeschlossen halte, daß die primäre Abkunft einzelner Accessoria einst erwiesen werden könnte und vielleicht für viele der Form nach undifferenziertes, skeletogenes Material der primären Extremitätenplatte durch Auswanderung beisteuert, so ist dies alles doch nicht erwiesen. Der Haupteinwand gegen die atavistische Hypothese, daß ihr der Nachweis des Atavus selbst als des reellen greifbaren Untergrundes aller Spekulationen fehlt (p. 305), besteht zu Recht, solange wir nicht wissen, aus welchem Material in letzter Linie die Accessoria aufgebaut sind. — Von den Autoren, welche ursprünglich oder vorübergehend die atavistische Hypothese vertraten, haben mehrere ihre Ansicht nachträglich geändert (Gegenbaur 1888, Baur 1889, Leche 1894, Wiedersheim 1902) und halten die primäre Hyperdactylie nicht mehr für bewiesen. Andere wie Winge (1887, 1888), Tornier (1889), A. Carlsson (1890), Fleischmann (1891 A. L. III [10]) haben stets die progressivistische Hypothese verteidigt. Eine vermittelnde Stellung nehmen Kollmann (1888), Emery (1890), M. Weber (1904) ein, indem sie zwar eine Abstammung vom primären Skelett (nämlich von indifferenten, bei Fischen vorkommenden Radien), aber nicht eine solche

Specielle Entwickelung der Elemente des Autopodium[1]) Ich beginne mit dem Basipodium. Im Carpus der Urodelen finden sich entwickelungsgeschichtlich Anordnungen der Elemente, welche recht verschieden sind vom ausgebildeten Zustand und erst allmählich in diesen übergeleitet werden. Ein gewisser Gegensatz besteht unter den bisher untersuchten Urodelen zwischen Salamandrinen einerseits und Tritonen andererseits. Was erstere angeht, so legen sich nach Shitkov (1899) bei Isodactylium die Carpalia besonders deutlich in Längsstrahlen geordnet an, welche zum Teil direkt in die stets längs gegliederten Elemente des Metapodium hineinführen (Fig. 256a: *r* und *α* in Finger *A*, *Centr* und *β* in Finger *B*; *u* hat zu den beiden Carpalia distalia *γ* und *δ* und den zugehörigen Fingern *C* und

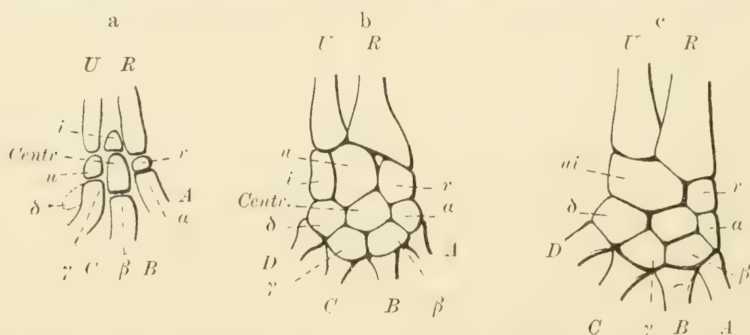


Fig. 256. Entwickelung des Carpus bei Salamandrinen. a) Von einer Larve des Isodactylium (nach Shitkov), b) von einer älteren Larve der Salamandra maculosa (nach Gegenbaur), c) vom erwachsenen Feuersalamander (nach Gegenbaur).

D gemeinsame Beziehungen]. Bei einer älteren Larve von Salamandra maculosa fand Gegenbaur (1864) noch eine ähnliche Reihenordnung, nur sind die Elemente völlig gesondert und fest aneinander gerückt (Fig. 256b). Das Carpale distale *γ* ist (wie dies beim ausgewachsenen Isodactylium auch geschieht, vergl. Fig. 248c) von *u* weggerückt, *δ* aber ausgebildet und *u* benachbart geblieben. Beim ausgebildeten Tier (Fig. 256c) ist Konkrescenz zwischen *u* und *i* eingetreten (doch markiert die Durchtrittsstelle der Arteria perforans carpi noch die ursprüngliche Trennungslinie). Es hat sich außerdem das distale Carpale *α* vom Finger *a* entfernt; statt seiner trägt *β* die beiden Finger *a* und *b* (Basale commune).

Bei Tritonen sind besonders die frühesten Sonderungen der Carpalia bekannt (Götte 1879, Strasser 1879, Zwick 1898, Rabl 1901, III[5], p. 235). Als erstes Skelettelement legt sich ein Carpale distale an. Dasselbe liegt wesentlich an der Basis des Fingers *b* (Fig. 257a), vergrößert sich dann aber bald und trägt fortab Finger *a* und *b*

von typischen Fingern annehmen. Entschiedene Vertreter der atavistischen Hypothese für manche Accessoria sind E. Rosenberg (1875), v. Bardeleben (1884—1894), Kehrer (1886), Kükenthal (1889), Retterer (1898); für alle Accessoria huldigen dieser Auffassung: Pfitzner (1892), Thilenius (1896).

1) Zur Abkürzung benutze ich die in Tabelle p. 295 angemerkten Buchstaben für die einzelnen Skeletteile. — Wegen der Kontroverse, welche über die Beziehung der Finger bei Amphibien besteht (p. 236, Anm. 1), benutze ich die nichts involvierende Bezeichnung der Carpalia distalia mit *a*—*d* und der Metacarpalia mit *A*—*D*. Bei diesen Figuren ist deshalb (um keine Verwechslung mit dem mc. *C* herbeizuführen) das Centrale mit *Centr* bezeichnet, während ich dasselbe im Allgemeinen kurz *C* nenne (p. 295).

gemeinsam (Basale commune), immer jedoch Finger *b* mehr als Finger *a* zugehörend (Fig. 257 b). Es besteht also insofern Aehnlichkeit mit β bei Salamandra (Fig. 256), als sich dieselbe Verschiebung wie dort, nur in viel früherem Entwickelungsstadium

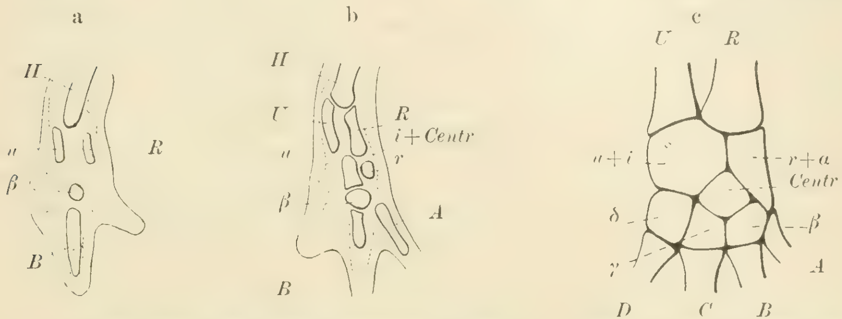


Fig. 257. Entwickelung des Carpus der Tritonen. a, b verschiedene Entwickelungsstadien von Triton taeniatus (nach Rabl), c ausgebildeter Carpus von Triton punctatus (nach Gegenbaur). Die Knorpel sind mit ausgezogenen, der Vorknorpel mit gestrichelten Konturen angegeben.

vollzieht. Ich halte deshalb beide Carpalia für einander homolog[1]). Zeitlich an zweiter Stelle tritt bei Triton ein Knorpelcentrum radial vom Foramen arteriae perforantis auf, welches sich später in *Centr* und *i* sondert (Fig. 257 b und c). Mit ihm ist die Anlage von *u* in engem Konnex und endlich völlig verschmolzen. Auch hier tritt uns in der Konkrescenz von *u* und *i* ein bei Salamandrinen (ähnlich bei Necturus, Baur 1888, p. 18) erst in späteren Entwickelungsstadien sich abspielender Prozeß schon früh als vollzogen entgegen. Ob der Zusammenhang von *C* und *i*, an welchen sich in späteren Stadien Trennung beider anschließt, bei Salamandra in frühen Stadien auch vorhanden ist, ist noch unbekannt. Bei Salamandrella ist nach Shitkov etwas derartiges nicht zu sehen (Fig. 256a). Als drittes separates Centrum entwickelt sich bei Triton (und zwar fast gleichzeitig mit den zuletzt geschilderten) am radialen Carpalrand ein Knorpelkern *r*, welcher sich später verlängert. Aus seinem terminalen Ende sondert sich das Carpale distale α. Bei einzelnen Tritonenformen (Fig. 257c) bleibt α zeitlebens ungesondert mit *r* verbunden. Bei Salamandrinen (Fig. 256a) ist eine primäre Beziehung desselben zu Finger *a* nachweisbar. Wenn sich bei Triton diese Beziehung nicht ausbildet, sondern direkt der Endzustand eintritt, so fällt dies meines Erachtens in dieselbe Kategorie der Vereinfachung seiner Entwickelung, welche wir schon bei der Konkrescenz von *u* und *i*, der Topographie von β und in einem früheren Abschnitt (p. 292) bei der Anlage von *i* bemerkten. Die Knorpelcentren *u*, γ und δ bilden sich zuletzt, und zwar von einem Knorpelring aus, welcher sich von $i + C$ aus bildet, die Arteria perforans carpi umgreift und sich dann in die genannten Elemente sondert. Diese Art der Sonderung scheint von der bei Salamandrinen

1) Strasser (1879), Emery (1894), Zwick (1898), Rabl (1901 l. c., 1903*) fassen dagegen die sekundäre Lage von *a* (entsprechend Fig. 256c und Fig. 257c) als die primäre auf und leugnen seine Zugehörigkeit zu Finger *a*. Ich folge in meiner Auffassung Gegenbaur und Götte.

beobachteten keine wichtige Verschiedenheit zu besitzen. Ich betrachte deshalb die Entfaltung des Carpus der letzteren als den einfachsten zur Zeit bei Amphibien bekannten Entwickelungsmodus des Basipodium, von welchem die Ontogenie bei Triton erst in vielen Punkten abzuleiten ist.

Rabl (1901) gründete dagegen auf die Topographie und zeitliche Succession der Knorpelcentren bei Triton ein Schema nicht nur für die Phylogenie der Urodelenextremität, sondern für das Autopodium der Tetrapoden überhaupt. Strasser (1902) hat auf Grund neuer Untersuchungen über den Carpus von Urodelen und Anuren bestritten, daß der Ausgangspunkt Rabl's der richtige sei (vergl. auch die Einwände M. Fürbringer's 1902, III 5, p. 234 und van Pee's 1904 gegen Rabl).

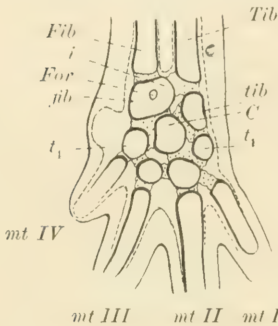


Fig. 258. Tarsus einer Larve von Triton taeniatus (nach Strasser). Die Knorpel mit ausgezogenen Linien, der Vorknorpel mit gestrichelten Linien bezeichnet. Die Knorpelcentren hängen durch Brücken hyaliner Grundsubstanz zusammen (punktierte Bänder).

Im Tarsus der Urodelen vollziehen sich die Sonderungen der Elemente so ähnlich dem Carpus, wenn man das t_1 mit α, t_2 mit β, t_3 mit γ etc. vergleicht, daß ich von einer besonderen Schilderung absehe. Die Sonderung des 5. Tarsale distale, welches neu hinzutritt, ist bei der pentadactylen Extremität von Triton genauer bekannt (Strasser 1879). An ein Stadium (Fig. 258), welches noch völlig dem bei der vorderen Extremität gleicht und dort kurz auf das Stadium Fig. 257b folgt, schließt sich ein weiteres an, in welchem neben t_4 ein weiteres Centrum t_5 besteht. Anfangs sind beide Verdichtungen nur „durch einen dünnen Hals" verbunden. Später wird die Vereinigung eine komplette (t_{4+5}). Bei Salamanderlarven wurden dagegen die beiden Knorpel noch völlig getrennt gefunden (Gegenbaur 1864). Also auch hier haben letztere den primitiven Zustand reiner bewahrt.

Die identische Entfaltung von α und t_1, β und t_2, γ und t_3, δ und t_4 hat Götte (1879) und Strasser (1879) veranlaßt, zu folgern, daß diese Gebilde jedesmal homodynam seien, daß also bei der Hand das Homodynam von t_5 fehle. Damit schien bewiesen, daß der fünfte Finger bei der Hand der Urodelen nicht vorhanden sei[1]. Gegenbaur (1898) hält die beigebrachten Gründe nicht für bindend, da Hand und Fuß von vornherein verschiedene Entwickelungsbahnen eingeschlagen haben könnten und

1) Wiedersheim (1876 A, p. 8) hat schon vorher auf den Vergleich ausgebildeter Hände und Füße hin behauptet, daß nur dann die Carpalia und Tarsalia zwanglos homodynam gesetzt werden könnten, wenn man, von der präaxialen Seite anfangend, Stück für Stück miteinander vergleiche. Dasselbe that Rabl (1901, III 5, p. 235) an einem großen, besonders sorgfältig untersuchten Material. Endlich giebt es eine Reihe Versuche (auf welche aber wegen der problematischen Natur der in Betracht kommenden Skeletteile weniger Gewicht gelegt werden kann), noch Reste des supponierten 5. Fingers am ulnaren Rand des Carpus nachzuweisen (Baur 1888, Howes and Ridewood 1888, Emery 1894) und als Parallele dazu von Rudimenten am fibularen Rand des tetradactylen Urodelen-Tarsus zu zeigen, daß auch dort die fünfte Zehe verschwunden sei.

dabei nicht homodyname, aber der Funktion[1]) nach gleiche Strahlen den gleichen Bau (und die gleiche Art der Entwickelung) erlangt hätten. GEGENBAUR schlägt deshalb vor, den Vergleich nicht auf Homodynamieen (Hand und Fuß), sondern auf Homologieen zu stützen, und vergleicht deshalb die Autopodia von Urodelen und Anuren miteinander. Dabei erscheint ihm (1864) der „Daumen“ der Anuren als rudimentärer erster Finger, und, davon ausgehend, schließt er bei Urodelen auf den Ausfall des Homologons dieses Daumens, also auf das Vorhandensein von Finger 2—5. Die ausführlichste embryologische Untersuchung über die Anurenhand, welche vorliegt (EMERY 1894), sieht dagegen in dem „Daumen“ der Anuren einen Praepollex. Zweifellos gehört das Skelettelement zu den Accessoria, auf deren Deutung zur Zeit kein Verlaß ist. Es scheint mir deshalb trotz aller dieser Frage zugewendeten mühsamen und scharfsinnigen Untersuchungen noch ein „non liquet“ am Platze.

Auch über das ursprüngliche Verhalten des Centrale (*C*) existieren unausgeglichene Kontroversen. Dasselbe wird, namentlich als individuelle Variante, doppelt[2]) (sogar drei- bis fünffach) gefunden. Entwickelungsgeschichtlich entsteht nun beim Axolotl und bei Isodactylium (BAUR 1888, SHITKOV 1899) nur ein Knorpelcentrum in den frühesten Stadien. Es wird daraus geschlossen, daß eine sekundäre Teilung dieses Centrums später stattfinden müsse, um die beiden definitiven Elemente zu liefern. Direkt beobachtet ist das Spaltungsstadium, soweit ich sehe, noch nicht. Jedoch haben FÜRBRINGER (1888) und BAUR (1888) die Entwickelung neuer Centralia durch Spaltung bei einem alten Exemplar von Cryptobranchus, dessen Tarsus 5 Centralia aufwies, gefunden. Für primäre Di- oder Polymerie des Centrale treten ein GEGENBAUR (1864—1898), THACHER (1877), BORN (1877), KEHRER (1886), EMERY (1894), THILENIUS (1896); die primäre Monomerie behaupten GÖTTE (1879), BAUR (1888), WIEDERSHEIM (1893), ZWICK (1898), JACQUET (1899), SHITKOV (1899), RABL (1901, III[5], p. 235).

Die Anuren besitzen einen hochgradig veränderten Carpus und Tarsus[3]), deren Elemente auch ontogenetisch nicht mehr in der bei Urodelen

1) Alle oben erwähnten Aehnlichkeiten wären dann Konvergenzen, welche aus der gleichmäßigen Bevorzugung der präaxialen, nach vorn gewendeten Seite der Extremitäten resultierten.

2) Treten 2 Centralia auf, so liegen dieselben entweder in proximo-distaler Richtung hintereinander, oder in radio-ulnarer Richtung nebeneinander. Vermutlich ist die Ursache des verschiedenen Verhaltens der Centralia keine einheitliche.

3) Die drei bei Anuren in der proximalen Reihe des Carpus liegenden Elemente werden sehr verschieden gedeutet, und zwar als

I	II	III	Autoren
Ulnare	Radiale	Centrale	GEGENBAUR, JUNGERSEN, HOFFMANN, WIEDERSHEIM u. a.
Ulnare	Intermedium	Radiale	CUVIER, DUGÈS, ECKER, BORN, PERRIN, ZWICK
Ulnare	Radiale	Centrale praeaxiale	HOWES and RIDEWOOD
Ulnare	Radiale + Centrale + Intermedium	Carpale des Praepollex	EMERY

Die Carpalia distalia werden ebenfalls verschieden aufgefaßt, nämlich als c_{1-5}, falls der „Daumen“ als 1. Finger angesehen wird (GEGENBAUR), dagegen als Carpale des Praepollex und c_{1-4}, falls derselbe als überzähliger Strahl gerechnet

typischen Lage und Trennung gefunden werden. Beim Tarsus ist sogar die Frühanlage von vornherein fast identisch mit der ausgebildeten Form (Emery 1894).

Unter den Reptilien ist der Aufbau des Carpus von Sphenodonembryonen besonders wichtig (Fig. 259, er erhält sich in dieser Form manchmal zeitlebens). Jedem Finger entspricht ein Carpale distale. Das Intermedium, welches anfangs noch teilweise im Zeugopodium lokalisiert ist, wird in der Regel distal von zwei Centralia begrenzt, welche nebeneinander liegen (Centrale ulnare und radiale). In Ausnahmefällen existiert ein drittes, proximal vom ulnaren *C* liegendes Knorpelchen, welches als 3. Centrale bezeichnet wurde (Fig. 259, Schauinsland 1900, Howes 1901). Das radiale *C* dringt häufig zwischen *r* und c_1 bis zum Rand des Carpus vor (siehe Fig.), ist aber in späteren Stadien und beim fertigen Carpus meistens kürzer, so daß *r* unmittelbar an c_1 angrenzt [1]).

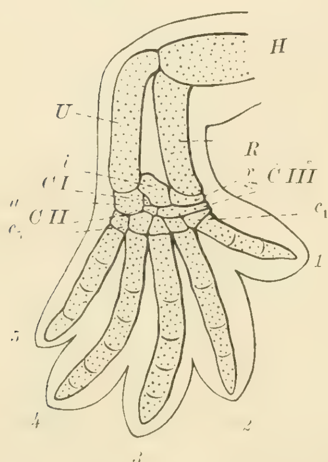


Fig. 259. Knorpelige Skelettanlage der vorderen Extremität von Sphenodon. Nach Schauinsland.

Bei vielen Reptilien ist c_4 mit c_5 zu einem Knochenstück verwachsen. Doch konnte E. Rosenberg (1892, p. 8) in der Ontogenie von Emys noch getrennte Anlagen nachweisen und die Konkrescenz schrittweise verfolgen. Andere Schildkröten behalten die Trennung beider Elemente zeitlebens (Gegenbaur 1864).

Die beiden Centralia von Sphenodon waren bei ausgebildeten Tieren schon lange bekannt (Bayer 1884, Dollo 1884, Baur 1886, Kehrer 1886). Es erhob sich deshalb schon früh die Frage, ob auch bei anderen Reptilien ontogenetisch noch Centralia nachweisbar seien. Denn den fertigen Formen fehlen sie als separate Knochen. Ein ulnares *C* ist bei vielen Reptilien gefunden (Gegenbaur 1864) oder ontogenetisch in sekundärer Konkrescenz mit *r* nachgewiesen worden (bei Emys, E. Rosenberg 1892). Aber auch ein zweites, radiales *C* ist anfangs vorhanden. Es tritt ebenfalls später in Konkrescenz mit *r* [2]) (Mehnert 1897).

wird (Emery, Perrin). Häufig verschmelzen mehrere der Carpalia distalia. Im Tarsus verwandeln sich die fibularen Distalia in Ligamente (Gegenbaur 1864); Born (1875) fand noch Knochenreste und Chomiakoff (1894) vier distale Knorpelcentren. Born (1880) hat ferner im Carpus entwickelungsgeschichtlich noch einen Rest von *C* nachgewiesen. Emery (1894) deutet dasselbe als ulnares *C* (das radiale *C* soll mit $i + u$ verschmolzen sein, s. Tabelle).

1) Die früheste Anlage der Skelettstücke ist bei Sphenodon noch nicht untersucht. Bei den übrigen Reptilien hat C. Rabl ausgedehnte Beobachtungen angestellt, über welche er in seinem Vortrag 1903* kurz berichtete. Danach entsteht meistens das c_2 anfänglich als Basale commune, d. h. es sitzen ihm die Metacarpalia *I* und *II* auf. Rabl hält diesen Befund für die Urform (siehe Amphibien, p. 310) und glaubt, daß Sphenodon und die Schildkröten (außer Cheloniden) sich von derselben entfernt haben, da bei diesen c_2 keine Beziehung zu *mt I* besitzt (Fig. 259). Auch die Polymerie des Centrale bei Sphenodon, Land-, Sumpf- und Flußschildkröten wird von C. Rabl als sekundär bezeichnet.

2) Die Ansicht Baur's (1889), daß das *r* der Autoren gleich *C. rad* und das Accessorium radiale das wirkliche *r* sei, kann ich hier nur andeuten. Auch Emery (seit 1897**) teilt dieselbe.

Erhebliche Konkrescenzen der Carpalia ließen sich in der Ontogenie von Crocodiliern verfolgen (KÜKENTHAL 1892).

Der Tarsus von Sphenodon zeigt in jüngsten Stadien (Fig. 260a) manchmal *f* noch als separaten Knorpel, ebenso alle 5 Tarsalia distalia [1]) isoliert und ein kleines *C* (manchmal auch 2). *i* und *t* kommen in der Regel nicht mehr als separate Centren zur Anlage (s. Fig.), wurden

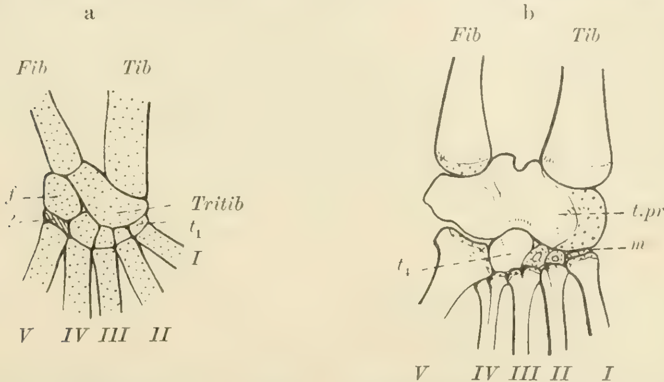


Fig. 260. Entwickelung des Tarsus von Sphenodon, a Embryo, b altes Tier. Nach SCHAUINSLAND. ? Bindegewebsverdichtung. *Tritib* Tritibiale (RABL) = *i* + *t* + *C*. *M* knorpeliger Meniscus im Gelenk. *t.pr* Tarsale proximale.

aber in einem Fall von SCHAUINSLAND (1900, 1903), noch getrennt gefunden. C. RABL (1903*) giebt an bei Crocodilembryonen eine letzte Spur der Konkrescenz von $t + i$ beobachtet zu haben. Später treten regelmäßig starke Konkrescenzen und Reduktionen auf (Fig. 260b).

Beim Lacertiliertarsus verhält sich die proximale Reihe der Tarsalia in der Entwickelung ähnlich wie bei Sphenodon (BORN 1877). Von den distalen Tarsalia wird bezüglich des t_1 und t_2 aus Lage und Entwickelung der proximalen Epiphysenkerne geschlossen, daß sie mit *Mt I* und *Mt II* verschmolzen seien (GEGENBAUR 1864, BORN 1877, C. RABL 1903) [2]). — Bei Crocodilen wird die Konkrescenz ebenfalls eine hochgradige.

Die Entwickelung des Schildkrötentarsus zeigt ähnlich primitive Verhältnisse wie bei Sphenodon. *f*, *C. rad*, *C. uln* und 5 Tarsalia distalia legen sich separat an, $i + t$ treten konnascent auf (Emys lutaria, MEHNERT 1897, p. 18). Später verschmelzen $CI + CII$ untereinander und darauf mit $i + t + f$. Ebenso bilden $t_4 + t_5$ im fertigen Zustand einen Knochen.

1) t_5 ist durch einen ihm entsprechenden Zwischenraum repräsentiert, in welchem das Gewebe „sogar den Eindruck von Vorknorpel machen kann“. Es soll später mit *Mt V* verschmelzen (SCHAUINSLAND). HOWES (1901) leugnet bei Sphenodonembryonen jede Spur eines t_5. — Das erste Tarsale (t_1) verschmilzt später mit dem ersten Metatarsale *mt I* (HOWES 1901). Der Meniscus (*m*) ist eine Bildung für sich.

2) BAUR, welcher eine Zeitlang das Vorkommen von 5 distalen Tarsalia bei Reptilien leugnete, da meistens statt t_4 und t_5 nur ein Centrum existiert, gab 1886 diese Ansicht auf und nahm seitdem wie alle anderen Autoren Konkrescenz von $t_4 + t_5$ an. C. RABL (1903*) hat die frühere Ansicht BAUR's wieder aufgenommen. Er sagt: „Das 4. Basale (t_4) ist also von Hause aus ein einfacher, einheitlicher Knochen und nicht, wie ganz allgemein angenommen wird, aus der Verschmelzung zweier Basalia entstanden.

Bei den Vögeln ist der Carpus zwar embryonal aus zahlreicheren Elementen zusammengesetzt als im fertigen Zustand. Aber die Konkrescenzen, welche zur Vereinfachung führen, sind doch nur zum Teil und nicht alle so sicher zu verfolgen, wie bei niederen Reptilien. Manche Elemente treten konnascent auf oder verbinden sich sehr schnell schon in den frühesten Entwickelungsstadien miteinander. Es sind keine separate knorpelige [1]) Carpalia distalia gefunden worden. Das an ihrer Statt auftretende einheitliche Knorpelstück (*c.d* Fig. 261) verschmilzt (beim Strauß, Nassonov 1896, Mehnert 1897) nachträglich mit dem Metapodium, so daß dann auch der letzte Rest der Carpalia distalia nicht mehr erkennbar ist. In der proximalen Carpalreihe wurden (außer *i* p. 293) mehrere Knorpelanlagen gefunden. Dieselben sind sehr verschieden gedeutet worden [2]).

Fig. 261.

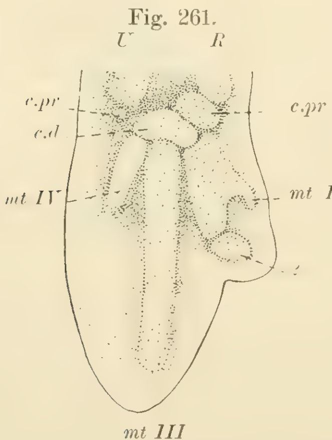


Fig. 262.

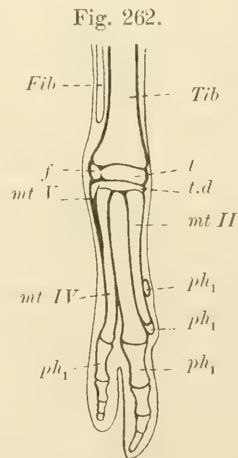


Fig. 261. Flügel eines Straußenembryo. Nach Mehnert. *C. pr* proximale Carpalia. *C. d* distales Carpale.

Fig. 262. Anlage des Fußskelettes beim Straußembryo. Nach Nassonov. ph_1 Grundphalangen der Zehen.

Den meisten Autoren zufolge sind es 2 (Fig. 261, *c.pr*), nach E. Norsa (1894) beim Hühnchen und nach Nassonov (1896) beim Strauß je 4. Nach Mehnert (1897) legen sie sich beim Strauß zeitlich vor den Carpalia distalia an, nach E. Norsa (1894) beim Hühnchen nach letzteren.

1) Vorknorpelige Centrierungen, welche als Anlagen ehemals knorpelig separater Elemente angesehen werden, sind beim Hühnchen nachgewiesen worden, und zwar 2 von A. Rosenberg (1873), 3 von W. K. Parker (1888), J. Parker (1892) und E. Norsa (1894).

2) Nassonov bezeichnet die von ihm gefundenen 4 proximalen Carpalia (s. oben im Text) als *r*, *i*, *C* und *u*, hält aber die beiden letzteren Deutungen (*C* und *u*) selbst für unsicher. $r + i$ verschmelzen später zu einem Intermedioradiale (ebenso W. K. Parker 1888 und Leighton 1894; nach Gegenbaur 1864 und A. Rosenberg 1873 nur gleich Radiale), *C* geht zu Grunde und *u* bleibt erhalten (ebenso nach Studer 1900 = *u*; nach W. K. Parker und Leighton = Centraloulnare, nach Gegenbaur, A. Rosenberg, Zehnter 1900 = Intermedioulnare, nach E. Norsa 1894 = Pisiforme-Ulnare). Jedenfalls sind beim fertigen Flügel, mögen nun die vier ursprünglichen Anlagen durch Reduktion oder Konkrescenz verringert werden, nur zwei Carpalelemente übrig, welche allein den Carpus des Vogelflügels bilden.

Noch intensiver sind die Veränderungen des Vogeltarsus. Im ausgebildeten Zustand ist überhaupt kein selbständiger Rest der Tarsalia mehr vorhanden. GEGENBAUR (1864) war der erste, welcher in der Entwickelungsgeschichte des Hühnchens separate Tarsusanlagen (2) nachwies. Beim Strauß ließen sich diese Befunde noch erweitern (NASSONOV 1896, MEHNERT 1897). Hier sind 2 isolierte proximale Anlagen zu sehen (Fig. 262), ein Tibiale und ein Fibulare, welche zuerst unter sich und dann mit der Tibia verschmelzen: Tibiotarsus. Statt der Tarsalia distalia ist wie beim Hühnchen nur eine Anlage vorhanden, welche sich frühzeitig mit dem Metatarsus verbindet: Tarsometatarsus. Schließlich entsteht in späteren Entwickelungstadien noch ein Knorpelkern im Intertarsalspalt, der vielleicht ein *C* repräsentiert [1]).

Die Säugetiere knüpfen durch die einfache Bauform ihres Carpus an sehr niedere Organisationen in der Amniotenreihe an. Nur ontogenetisch ist der Mammaliercarpus mit dem Sauropsidencarpus zu vergleichen. Die fertigen Formen sind selbst bei den einfachsten Zuständen schon so divergent differenziert, daß keine direkte Aehnlichkeit mehr besteht [2]).

Am einfachsten liegen die Verhältnisse in der distalen Reihe des Säugetiercarpus. In weitaus der Mehrzahl der Fälle sind allerdings nur 4 Carpalia distalia gefunden worden. Wahrscheinlich ist das vierte konnascent aus $c_4 + c_5$ entstanden zu denken (GEGENBAUR 1864). Bei Walen kommen 5 separate Carpalia distalia vor, von denen W. KÜKENTHAL angiebt, daß c_4 mit c_5 verschmelze.

Die Konkrescenz von c_4 mit c_5 bei Cetaceen ist nicht direkt ontogenetisch beobachtet worden. Sie wurde erschlossen aus dem Befund von 2 Centren an der Stelle des Hamatum bei gewissen Walembryonen (Hyperoodon etc.), während bei anderen Arten nur eines gefunden wird; auch bei erwachsenen Walen kommen manchmal 5 getrennte distale Carpalia vor (besonders KÜKENTHAL 1889, 1892*; vgl. anatomische Arbeiten von v. BARDELEBEN 1885, TURNER 1885, WEBER 1888). — LEBOUCQ (1884) betrachtet das Hamatum wegen seiner einheitlichen Anlage bei Säugern und seiner Position zum *Mt IV* lediglich als Homologon von c_4 (c_5 soll mit einem benachbarten Element verschmolzen oder gänzlich reduziert sein). BAUR (1885) sah in dem Hamatum ein Homologon lediglich von c_5 und bezeichnete das Accessorium radiale als c_1, das c_1 der meisten Autoren als c_2 etc. [3]).

---

1) GEGENBAUR l. c. fand beim Hühnchen statt der separaten Anlagen von *t* und *f* ein einziges proximales Tarsale. Im übrigen sind seine Beschreibungen übereinstimmend mit dem später beim Strauß beobachteten. Das Knorpelchen im Intertarsalspalt sah er jedoch nicht. Bei der Ossifikation fand er nochmals vorübergehende Separierung auftreten, indem die ursprünglichen Tarsalia eigene Knochenkerne erhalten. An Stelle des proximalen Knochenstückes treten 2 oder 3 Knochenkerne auf.

2) Aehnlichkeiten wie zwischen dem Carpus gewisser fossiler Reptilien und Säugetiere sind wohl nichts anderes als Konvergenzen.

3) Von v. BARDELEBEN l. c. und EMERY (1894, 1901) wird angenommen, daß das Capitatum aus 2 separaten Elementen (ulnares *C* und c_3) verschmolzen sei. Soweit sich isolierte Knorpelcentren gefunden haben sollten (Homo, BARDELEBEN), ist dies durch die Nachuntersuchungen (GEGENBAUR 1888, THILENIUS 1896) nicht bestätigt worden. Das Epilunatum PFITZNER's, welches mit dem problematischen *C. uln* homolog sein soll, verschmilzt nach THILENIUS mit dem Lunatum. — Bei Schwund von Fingern (Oligodactylie) können auch die entsprechenden Carpalia distalia verloren gehen. Doch finden sich manchmal noch Rudimente (bei Cameliden Rest des Trapezium, BAUR 1885).

Die proximo-centrale Reihe des Carpus umfaßt 4 kanonische Elemente. Von diesen sind 3 (Scaphoides, Lunatum, Triquetrum) große, einheitliche Anlagen, welche in den meisten Fällen (so auch bei Homo) zu separaten Knochen auswachsen. Von den meisten Autoren werden dieselben für primär einheitlich gehalten und als Radiale, Intermedium und Ulnare gedeutet. Doch sind auch andere Meinungen (s. unten) vertreten worden. Das vierte Element, das Centrale[1]) (C. radiale), tritt gleichzeitig mit den anderen kanonischen Carpalia auf und verschmilzt (bei Homo) entweder nachträglich mit dem Scaphoides oder geht zu Grunde (individuell kommt auch Konkrescenz mit c_3 vor, Leboucq 1884).

Das Scaphoid wird (abgesehen davon, daß das Centrale mit demselben oft nachträglich verschmilzt, Leboucq 1882) von manchen Autoren als Vereinigung zweier separater Bestandteile betrachtet (v. Bardeleben 1883, 1885, Baur [jedoch nur zeitweilig 1889], Pfitzner 1893, Thilenius 1895, Eisler 1895). Es haben sich jedoch bei keinem Säugetier zwei Knorpelcentren an Stelle dieses Elementes finden lassen (Emery 1901). Die Autoren können sich nur auf den gelegentlichen Befund zweier Ossifikationscentren in der einheitlich knorpeligen Anlage bei Homo berufen (Rambaut et Renault 1864, von Leboucq 1882 nie beobachtet) und auf variationsweises Auftreten eines Naviculare bipartitum[2]). Es ist das eine sehr problematische Grundlage.

Dadurch, daß von den randständigen (radialen und ulnaren) Accessoria einzelne für primär angesehen wurden, sind von manchen Autoren andere Homologisierungen der proximo-centralen Reihe versucht worden. Manche von denselben wurden bald wieder verlassen. Erhalten hat sich

1) Das von Henke und Reyher (1874) und E. Rosenberg (1875) unabhängig voneinander beim menschlichen Embryo gefundene Centrale (*C. rad*) entspricht in Lage und Entstehung vollkommen dem von Gegenbaur bei Amphibien und Reptilien nachgewiesenen kanonischen Centrale. Die Sicherheit des Nachweises beruht hier auf der Möglichkeit, die direkte Descendenz feststellen zu können. Während E. Rosenberg l. c. fand, daß das Element nachträglich beim Menschen verloren gehen kann (als Varietät jedoch hie und da zeitlebens als isolierter Knochen bei Homo persistierend, Gruber 1869 u. v. a.) und glaubte, es sei dies immer der Fall, wies Leboucq (1882, 1884) nach, daß sehr häufig Konkrescenz mit *r* eintrete (nach Baur 1885 auch bei Marsupialiern, nach Kükenthal 1892 bei Cetaceen). Auch bei vielen anderen Säugetieren wurde eine separate Anlage von *C* gefunden (bei Raubtierembryonen von E. Rosenberg 1875, Leboucq 1884, Baur 1885, Rjascheff 1893, bei Affenembryonen von Leboucq 1884, Kehrer 1886 [speciell bei Anthropoiden von Gruber 1866, Hartmann 1883, Vrolick 1884], bei Insectivoren Rjascheff 1893, Fledermäusen Leboucq 1882, Nagern Thilenius 1896, Walen Leboucq 1887, Weber 1888, Kükenthal 1888, 1893, Marsupialiern Leboucq 1884). Eine Doppelanlage des Centrale (*C. rad*) verneinen die Autoren im allgemeinen. Angenommen wird sie von E. Rosenberg (1875) und v. Bardeleben (1885), welche Konnascenz von *C. rad* und *C. uln* behaupten (letzterer glaubte, Reste einer ursprünglichen Trennung noch zu erkennen). — Auch an anderen Stellen wurde nach einem zweiten Centrale gesucht (oder sogar nach mehr als zwei Anlagen). Von Accessoria sind das Epilunatum, Hypolunatum und Epipyramis des Menschen als Centralia bezeichnet worden (Fig. 250). Doch ist die primäre Natur dieser Elemente sehr zweifelhaft. Leboucq (1897) giebt für einen Belugafötus und E. Fischer (1903) für Hyraxembryonen 2 Centralia an.

2) Die Variante des Naviculare bipartitum zusammen mit Fällen von inkompletten Trennungen des Scaphoides in zwei Teile wurde zu einer Reihe von Formen vereinigt, welche successive zum einheitlichen Naviculare überführen und den Entwickelungsgang des letzteren illustrieren sollten (Pfitzner, Thilenius 1896). Mit demselben Rechte könnte man diese Reihe umdrehen und eine Spaltung des einheitlichen Scaphoides in zwei Stücke annehmen. — Das zweite primäre Naviculare im Sinne der oben referierten Annahme wurde als ein zweites Centrale angesehen.

die Deutung BAUR's (1892), daß das Accessorium radiale das eigentliche Radiale, das Scaphoides dagegen ein zweites Centrale sei. Denn EMERY (1901) vertritt für Monotremen und Marsupialier (mit einer gewissen Modifikation) dieselbe, da dort außer dem Praepollex ein der Hypothese BAUR's völlig adäquates Skelettstück am radialen Rand der ersten Carpalreihe vorhanden sei. Für Placentalier leugnet EMERY dagegen ein solches Element und glaubt deshalb, daß bei ihnen das wirkliche Radiale ganz in Verlust geraten sei. Das Scaphoides deutet er wie BAUR.

Vereinfachungen des Carpus, welche sich bei manchen Mammaliern finden, enthüllten sich ontogenetisch als Konkrescenzen der kanonischen Anlagen. Besonders häufig kommt Verschmelzung von Lunatum und Scaphoides (+ Centrale) vor (Monotremen, EMERY 1901; Raubtiere, E. ROSENBERG 1875, LEBOUCQ 1884). Doch können einzelne dieser Anlagen auch gänzlich, selbst in den frühesten Entwickelungsstadien, unterdrückt sein (Schwein, A. ROSENBERG 1872).

Der Tarsus der Säuger ist in mancher Beziehung bei seiner Anlage noch primitiver als der Carpus, in anderer Hinsicht aber auch wieder höher differenziert. Die distalen Tarsalia legen sich bei Marsupialierembryonen (Fig. 263) noch als fünf diskrete Knorpelcentren an (EMERY 1901). t_4 und t_5 verschmelzen später zum Cuboid. Bei den Placentaliern legen sich t_{4+5} als Cuboid konnascent an, ähnlich wie das Hamatum[1]) im Carpus der Säugetiere.

Andere Konkrescenzen bilden sich beispielsweise zwischen t_2 und t_3 beim Schaf aus, wurden aber noch ontogenetisch verfolgt (A. ROSENBERG 1872). Die Ossifikation erfolgt mit zwei Kernen,

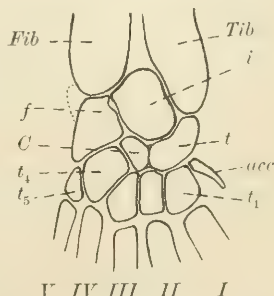


Fig. 263. Fuß eines kleinen Beuteljungen von Didelphys. Nach EMERY. *A* Accessorium.

welche den primären Anlagen entsprechen und schon lange vor letzteren bekannt waren (BENDZ 1850, etc.). Bei Bradypus verschmelzen die Tarsalia 1, 2 und 3 mit den korrespondierenden Metatarsen.

Die proximo-centralen Elemente legen sich (außer dem Intermedium, s. p. 293) separat wie im Carpus an. Das Centrale bleibt hier sogar zeitlebens als besonderer Skelettteil bestehen. Die Astragalusanlage wird von den meisten Autoren (GEGENBAUR 1864 etc.) als konnascentes Tibiale + Intermedium, der Calcaneus als Fibulare, das Naviculare als Centrale gedeutet.

Die Suche nach anderen Centralia als dem einen, dem Naviculare entsprechenden Element, hat wie beim Carpus entweder zu Versuchen geführt, für einzelne Tarsalia eine zwiefache Zusammensetzung anzunehmen (Calcaneus, Naviculare, Cuneiforme III), oder durch Aufnahme accesso-

1) Auch für das Cuboid wurde wie für das Hamatum die Ansicht vertreten (BAUR 1885 u. a.), daß es nur einem Tarsale distale entspräche. Dies ist durch die manifeste Konkrescenz aus zwei primären Elementen bei niederen Säugern widerlegt. — Die doppelten oder gar dreifachen Ossifikationspunkte im Cuboid des Menschen (HASELWANDER 1903) kommen für diese Frage kaum in Betracht; auch in den von Haus aus einheitlichen Epiphysen der Metatarsen von Homo treten häufig doppelte Knochenkerne auf.

rischer Elemente in das primäre Tarsusschema zu den abweichendsten Deutungen der kanonischen Elemente Anlaß gegeben. Was die Versuche ersterer Art angeht, so ist hervorzuheben, daß wirklich separate Knorpelcentren in Zweizahl in keinem der Fälle nachgewiesen sind (und daß derartige Angaben sich als unrichtig herausstellten. Die Annahmen können sich lediglich auf das Vorkommen doppelter Knochenkerne in einheitlichen Anlagen, auf gelegentliche Variationen im ausgebildeten Zustand oder Vergleiche mit accessorischen Elementen stützen [1]. Sie erheben sich also nicht über Vermutungen.

Die Versuche ferner, die Tarsalia gegenüber der Gegenbaur'schen Nomenklatur umzudeuten, beruhen fast ausschließlich auf der Annahme, daß das Accessorium tibiale (das problematische Homologon der Tuberositas navicularis, s. Anm. 1) das kanonische Tibiale sei. Dadurch wechselt dann die Auffassung des Astragalus. Er wird für ein zweites Centrale + Intermedium gehalten (Albrecht 1884, Bardeleben 1885, Baur 1885, Emery 1901) oder für ein reines Intermedium (Baur 1886). Das Naviculare (ohne seine Tuberositas) gilt diesen Autoren als erstes Centrale. Die Deutung des Calcaneus (Fibulare) bleibt dieselbe.

Meta- und Acropodium. Die Elemente dieser Abschnitte sind in Reihen angeordnet, welche stets in der Ontogenie und meist auch im fertigen Zustand durch das ganze Meta- und Acropodium zu verfolgen sind. Es entwickeln sich im allgemeinen fünf Strahlen (über Hyper- und Oligodactylie siehe p. 305, sowie w. u.). Die einzelnen Bestandteile der Strahlen entstehen in basoterminaler Folge, so daß also die Knorpelcentren für das Metapodium zuerst, dann diejenigen für die Phalangen auftauchen. Auch im Acropodium legt sich zuerst die basale Phalanx, dann die zweite u. s. w. an. Die Ossifikation hält wohl im allgemeinen dieselbe Reihenfolge ein, doch kommen bei ihr Ausnahmen vor.

---

1) Für den Calcaneus ist beim Menschen eine Varietät bekannt, welche Verdoppelung zeigte (Calcaneus secundarius, Pfitzner 1896). Neuerdings ist die Doppelnatur auch aus dem Vorkommen zweier Knochenkerne, die ungefähr gleichzeitig auftreten (5—6 Monat, Hasselwander 1900, 1903, Schomburg 1900), abgeleitet worden. [Außer diesen Kernen tritt vom 8. Lebensjahr ab nach Bade (1896) und Hasselwander (1903) noch ein Kern in der Tuberositas calcanei auf, welchen v. Bardeleben (1885) für die Abstammung des Calcaneus aus 2 Anlagen zu verwerten suchte; doch ist er zweifellos sekundär]. — Das Naviculare soll nach v. Bardeleben (1885) beim menschlichen Foetus in Form zweier Knorpelcentren entstehen, von welchen das eine als Anlage des Körpers, das andere als solche der Tuberositas navicularis beschrieben wird. Aus beiden entwickele sich durch Verschmelzung das Naviculare, doch sei zur Zeit der Pubertät noch ein besonderer Knochenkern in der Tuberositas zu finden. Hasselwander (1903) konnte jedoch weder das eine noch das andere dieser Darstellung bestätigen. Dagegen fanden einige Autoren als Varietät ein verdoppeltes Naviculare [Pfitzner (1896) beschreibt neben dem Naviculare ein Accessorium als Tibiale externum, Gruber fand ein Naviculare bipartitum, Rambaud et Renault (1867) sahen zwei Knochenkerne in der Anlage des Naviculare, welche Bade (1896) und Hasselwander (1903) als Varietät bestätigten]. Bei anderen Mammaliern wurde ein Homologon des zweiten Knochens an dieser Stelle beschrieben. Es findet sich bei Echidna, Beuteltieren und manchen Placentaliern ein accessorischer Randknochen neben dem Naviculare (Baur 1885, Emery 1901). Bei Didelphys kommt bereits ein Zusammenhang desselben mit dem Naviculare vor. Es ist das der Grund, weshalb Emery die Tuberositas navicularis für einen einst selbständigen Knochen hält (bei Didelphys aurita auch Andeutung einer doppelten Anlage des Naviculare, Emery 1995, 1897**).

Beim Cuneiforme III des Menschen ist ebenfalls die Angabe Bardeleben's (1885), daß es sich in 2 Stücken anlege (Processus uncinatus als separates Centrum) nicht bestätigt worden (Hasselwander 1903). Es findet sich gelegentlich an Stelle des Hackenfortsatzes ein Accessorium (Pfitzner 1896, ein Fall). Ebensowenig wie dieser Befund kann die nicht seltene Teilung des Cuneiforme I in 2 Stücke (Pfitzner 1896, Hasselwander 1903) besondere Bedeutung beanspruchen.

Bei Echidna verknöchern von den Phalangen in Hand und Fuß zuerst die Endphalangen, dann erst die anderen (Emery 1901). Auch bei Homo ist die Diaphyse der Endphalanx des Hallux der erste Knochenkern im Fuß überhaupt; alle anderen folgen der Regel (Hasselwander 1903).

Die Ossifikationscentren im Metapodium und in den Phalangen der Säuger bestehen in der Regel aus einem Hauptcentrum für die Diaphyse und aus einem Epiphysenkern[1]). Im Metacarpus des Daumens und in sämtlichen Phalangen liegt derselbe im proximalen Ende, bei allen anderen Metacarpalia im distalen Ende des Skelettstückes. Dasselbe findet sich beim Hallux und in den Metatarsalia des menschlichen Fußes. Doch kommt in vielen Fällen im Alter von 7—8 Jahren noch ein Epiphysenkern am distalen Ende des Metacarpus (resp. -tarsus) des Pollex und Hallux zum Vorschein (Schwegel 1859, Gruber, Lambertz). Noch häufiger finden sich sogen. „Pseudoepiphysen" in den sonst der Epiphysenkerne ermangelnden Enden, d. h. Kerne, welche nicht ganz isoliert, sondern durch eine schmale Brücke mit dem Diaphysenkern in Verbindung sind (Uffelmann 1863 u. a.). Zwischen Pseudoepiphysen und echten Epiphysen sind nun neuerdings Uebergänge gefunden worden (Hasselwander 1903). Es ist also der Mangel eines zweiten Epiphysenkernes in den vorliegenden Fällen eine sekundäre Ausfallserscheinung[2]) (Welcker, Gegenbaur). Bei Cetaceen, Pinnipediern etc. kommen noch regelmäßig Epiphysenkerne an beiden Enden vor (s. u.).

An den Endphalangen hat die Diaphysenverknöcherung die Form einer Kappe, welche das terminale Ende des Elementes einnimmt (Retterer 1884).

Bei der großen Gleichmäßigkeit der Elemente des Meta- und Acropodium ist es nicht nötig, auf die einzelnen speciell einzugehen. Einer Besprechung bedürfen jedoch die rückgebildeten Strahlen, da bei diesen häufig die Entwickelungsgeschichte Aufschluß giebt darüber, welche Radien aus der Fünfzahl reduziert wurden. Es läßt sich dies meistens aus den Anlagen des Metapodium erkennen. In der Entwickelung des Acropodium ist dann weiterhin auf die Frage nach der ursprünglichen Zahl der Phalangen und im Anschluß daran auf die Oligo- und Hyperphalangie einzugehen.

Die Bestimmung der Position rückgebildeter Strahlen[3]). Ich beginne mit den Vögeln. In der Anlage des Flügels

1) In der Regel bilden sich in Röhrenknochen außer dem Diaphysenhauptcentrum zwei Epiphysenkerne aus, je einer an jedem Ende des Skelettstückes (vergl. p. 288). Uebrigens erhalten auch Elemente des Basipodium, welche sich in die Länge strecken, eine Art Diaphysenverknöcherung mit nachträglicher Markhöhlenbildung (Calcaneus des Menschen, Retterer 1886, Hasselwander 1903).

2) Von Testut, Ranke u. A. wurde die Ansicht ausgesprochen, daß beim Daumen und der Großzehe kein Metacarpus resp. -tarsus vorhanden sei. Denn die mit den Phalangen parallele Ossifikation dieser Elemente schien diesen Autoren nur verständlich, wenn es sich in ihnen ebenfalls um Phalangen handle. Die oben angeführten Befunde haben jedoch dieser Meinung den Boden entzogen.

3) Bei Amphibien ist das Problem der rückgebildeten Finger wesentlich durch Untersuchungen am Carpus in Angriff genommen worden, da weiter distal liegende Anlagen dort gänzlich fehlen. Ich berichtete deshalb beim Basipodium (p. 306) über dieselben. Hier bleiben die Amnioten zur Besprechung übrig. Unter diesen haben die Reptilien (abgesehen von völligen Reduktionen der Gliedmaßen und von Zuständen bei fossilen Formen, Dinosauriern) Extremitäten mit fünf Strahlen. Ich beginne deshalb mit den Vögeln, bei welchen regelmäßig in Flügel und Fuß einzelne Radien reduziert sind. Daran schließen sich die Säuger, bei welchen dies nicht immer, aber doch in vielen Fällen so ist.

sind noch fünf Vorknorpelstrahlen gefunden worden (Norsa 1894, Mehnert 1897). Beim Strauß bilden sich in allen fünfen (allerdings nicht synchron) Centren für die Metacarpalia. Da sich von diesen 5 Anlagen die zweite, dritte und vierte in der Reihe in das endgültige Metapodium verfolgen ließen (Mehnert l. c.), die erste und fünfte dagegen zu Grunde gehen, so ist das reduzierte Skelett des Vogelflügels, falls diese Befunde sicher sind, aus dem 2., 3. und 4. Finger, welche jenen Metacarpalien entsprechen, zusammengesetzt.

Dies Resultat wäre ein sicheres, wenn die Deutung der Anlagen für die Metacarpalia außer allem Zweifel stände. Das als *Mt I* bezeichnete Gebilde (Fig. 261, p. 314) ist aber mehr ein Auswuchs des ersten kompletten Strahles und möglicherweise kein selbständiger Radius. Nassonov (1896), welcher gleichzeitig und unabhängig von Mehnert dasselbe Objekt (Strauß) untersuchte, bezeichnet die Finger als 1., 2. und 3. in der Reihe, allerdings ohne seine Ansicht näher zu begründen. W. K. Parker (1888) ist bei Hühnchenembryonen und Zehnter (1890) ist bei Cypselusembryonen zu derselben Ansicht gekommen (1., 2., 3. Finger). Dagegen stehen Leighton (1894) und E. Norsa (1895) auf dem Standpunkt von Mehnert (2., 3., 4. Finger). Die eigentliche Beweisführung liegt bei diesen Autoren jedoch nicht in der direkten Verfolgung des Schicksals der einzelnen Strahlen, sondern in Deutungen der Carpalbestandteile und Ueberlegungen allgemeinerer Art [1]).

Im Vogelfuß treten die Radienanlagen als sicher erkennbare Strahlen in Fünfzahl auf (Baur 1883, Johnson 1883, Mehnert 1897 u. a.). Es entwickelt sich hier ohne allen Zweifel der 2., 3. und 4. Strahl zu den bleibenden Zehen. Manchmal bleiben auch Reste des 1. und 5. Metatarsus (Apteryx) oder eine erste Zehe als Rudiment erhalten [2]).

Die Metacarpalia des Flügels verschmelzen in späteren Entwickelungsstadien am basalen Ende miteinander; die Metatarsalia des Fußes verbinden sich sogar meist komplett zu einem einheitlichen Laufknochen, in welchem die Komponenten im Verhältnis zur ursprünglichen Lage gegeneinander leicht verschoben sind. Erst entwickelungsgeschichtlich ließ sich diese Konkrescenz feststellen (Tiedemann 1810, v. Baer A. L. I, 1828).

Unter den Säugern sind vor allem die Paar- und Unpaarhufer durch Rückbildungen charakterisiert. Bei der vorderen Extremität wurden meist sämtliche (5) Strahlen in der frühen Anlage nachgewiesen [3]). Die bleibenden Finger sind bei Paarhufern der 3. und 4., bei Unpaarhufern der 3. Sie differenzieren sich histologisch sehr frühzeitig

1) Vergleichend-anatomisch hat Gegenbaur (1864) mit Rücksicht auf die Verhältnisse beim Vorderfuß der Reptilien die Hypothese aufgestellt, daß die Finger des Vogelflügels dem 1., 2. und 3. entsprächen, während Cuvier, von den Verhältnissen des Vogelfußes ausgehend, dieselben als 2., 3. und 4. bezeichnete. (Litteraturangaben bei M. Fürbringer 1902, p. 730 etc.; vergl. dort auch die Hypothesen von Tschan und Hurst, welche andere Homologieen aufstellten, aber als beseitigt gelten müssen.)

2) Bei Struthio bildet sich das *Mt II* zu einem dünnen Stab zurück, welcher nur anfangs noch den Rest einer Phalanx trägt (Fig. 262). Schließlich ist der Fuß nur zweizehig.

3) A. Rosenberg (1872) fand beim Schwein Anlagen von 4 Fingern (2.—5.), G. Baur (1884) entdeckte bei demselben Objekt noch die Anlage des Metacarpus des 1. Fingers. Mehnert (1897) fand bei Embryonen des Rindes 5 Strahlen, ebenso Emery (1891) bei der Ziege.

und erfahren auch am ehesten eine scharf ausgeprägte Gliederung in ihre einzelnen Komponenten. Bei den rudimentären Strahlen dagegen ist die Anlage verspätet. Entweder bleibt es bei der vorknorpeligen Differenzierungsstufe durch viele Stadien hindurch, bis völliger Schwund einsetzt, oder es tritt noch spät Verknorpelung ein. Der Knorpel verfällt dann am Ende der Embryonalperiode oder postfötal der Auflösung [1]).

Bei Embryonen von Einhufern (Pferd, Esel, A. Rosenberg 1872, Retterer 1902) wurden keine Anlagen für *Mc V* und für die Phalangen des 2. und 4. Fingers gefunden [2]). Wohl zeigt jedoch die gespreizte Lage des 2. und 4. Metacarpus, welche bekanntlich später als „Griffelbeine" dem *Mc III* fest anliegen und verbunden sind, in der frühen Entwickelung die ehemalige Form des typischen Metapodium.

Der *Mc III* des Pferdes verschiebt sich in der Ontogenie allmählich von c_3 auf das Hamatum.

Bei Cetaceen kommt nach Kükenthal (1890) embryonale Rückbildung des 3. Fingers in der Art zu stande, daß derselbe später zwischen den übrigen fehlt (Balaenopterus musculus). Es ist das bis jetzt eine singuläre Erscheinung, denn stets wurden sonst Rückbildungen nur am Rand und von diesem aus fortschreitend gefunden.

Auch die hintere Extremität läßt noch, besonders bei Wiederkäuern (A. Rosenberg 1872 [3]), Anlagen von solchen Strahlen erkennen, welche später rudimentär werden.

Zahl der Phalangen. Diese ist bei Händen und Füßen der Tetrapoden eine sehr verschiedene sowohl bei den einzelnen Fingern wie auch bei den einzelnen Acropodia je nach der Stellung ihrer Träger im System. Erst bei den höheren Amnioten (Säugern) bildet sich Konstanz der Phalangenzahl heraus, welche beim Pollex und Hallux auf 2, bei den übrigen Fingern auf 3 normiert ist (einige Ausnahmen s. u.).

Es ist nun in einigen Fällen nachgewiesen worden, daß embryologisch mehr Phalangen entstehen, als im fertigen Zustand vorhanden sind. Es findet hier eine Rückbildung von Phalangen statt. Man bezeichnet die Erscheinung als Oligophalangie. Außerdem aber kommt in der Ontogenie mancher Formen eine sekundäre Vermehrung von Phalangenanlagen vor (namentlich bei wasserlebenden Tieren). Man nennt sie Hyperphalangie.

---

1) Die einzelnen Reduktionsformen sind in der vergl.-anat. Litteratur beschrieben. Als Varietäten kommen gelegentlich Atavismen vor, bei welchen die Entwickelung nicht an dem gewöhnlichen Halt sistiert hat, sondern ausgebildete Finger statt der rudimentären liefert (Kalb, Boas 1890; Pferd, Struthers 1894 u. a.). Häufiger sind progressivistische Varietäten durch Verdoppelung, vergl. pag. 305.

2) Ewart (1894) beschreibt bei vorderen und hinteren Extremitäten von älteren Pferdeembryonen Knorpelanlagen am Ende der Griffelbeine, welche durch Gelenkspalten von den letzteren getrennt seien und sich ganz wie Phalangen (des 2. und des 4. Fingers) verhalten. Die einzelnen Phalangen findet der Autor durch Streifen im Knorpel gegeneinander abgegrenzt. Die Ossifikation soll jedoch nicht durch separate Kerne, sondern von den Knochenpunkten der Griffelbeine aus erfolgen. Die Untersuchungen sind durch makroskopische Präparation angestellt und nicht mit modernen Methoden kontrolliert worden.

3) A. Rosenberg (1872) fand in der Entwickelung der Wiederkäuer Anlagen von *Mt II* und *IV*. Diese bilden sich nicht immer, wie jener Autor annahm, völlig zurück, sondern die proximalen Teile derselben können zeitlebens restieren (Traguliden, Boas 1890; bei Fossilien schon früher bekannt, Gaudry 1878). — Beim Pferd verhält sich der Hinterfuß wie der Vorderfuß, vgl. auch Anm. 2. Bei Hyraxembryonen Spuren von 1. und 5. Zehe, die später verschwinden (E. Fischer 1903). — Anfängliches Zurückbleiben rudimentärer Strahlen schildern A. Rosenberg (1872) und Thilenius (1896).

Eine frühere Hypothese, welche ganz allgemein in der Polyphalangie (also auch in Fällen von Hyperphalangie) einen Atavismus sah (Leboucq 1896) und alle geringen Phalangenzahlen bei Tetrapoden für Rückbildungserscheinungen hielt (vergl. Anm. 2), ist jetzt wohl allgemein verlassen.

Bei Sauropsiden ist Oligophalangie häufig [1]). Krokodilembryonen besitzen am 4. Finger eine 5. (nach Kükenthal aus 3 separaten Anlagen verschmolzene) Phalanx, welche im definitiven Zustand verloren geht [2]) (Kükenthal [3]) 1892, Leboucq 1899). Bei Vögeln ist die Normalzahl der Phalangen an den 3 definitiven Fingern 1—2—1. Sie ist freilich nicht so fest normiert wie bei Säugern. Bei Embryonen [4]) fand man jedoch 2—3—2. Auch im Fuß ist ein ähnliches geringes Plus beobachtet worden.

Bei Säugetieren besitzen vor allem die Cetaceen eigentümliche Vermehrungen der Elemente in den Strahlen des Acropodium. Nach Kükenthal (1890) handelt es sich nur um eine scheinbare Hyperphalangie. Er findet, daß nicht die Anlagen der Phalangen selbst in der Ontogenie der Wale vermehrt werden, sondern daß bei der Ossifikation einmal statt des üblichen einen Epiphysenkernes deren zwei, und zwar je einer an jedem Ende der Phalanx (wie bei Röhrenknochen im Stylo- und Zeugopodium) auftreten. Zweitens bleibt dann die Vereinigung dieser Epiphysenkerne mit der Diaphyse aus. Diese beiden Momente führen nach unserem Autor zu der oft beträchtlichen Vermehrung der Glieder, welche danach auf eine Zerfallserscheinung zurückgeführt wäre. Es entwickeln sich nämlich alle Knochencentren zu selbständigen Elementen weiter.

Nachträglich können dann Konkrescenzen zwischen den einzelnen Knochen eintreten, oder aber es kann eine weitere Zerspaltung dadurch zu stande kommen, daß sich mehr als 2 Epiphysenkerne in jeder Phalanx bilden [5]).

Vieles in dieser Darstellung beruht noch auf Kombination. Eine genaue Serienverfolgung (für welche freilich das seltene Material schwer zu beschaffen ist) müßte durch Nachweis der üblichen Heterochronieen zwischen

1) Bei Amphibien bilden sich die Phalangen von vornherein in der definitiven Zahl, soweit die Verhältnisse untersucht sind. Bei Fossilien wurde jedoch an Hand und Fuß einzelner Zehen je eine Phalanx mehr als bei recenten Formen beobachtet.

2) Die Normalzahl der Phalangen bei Reptilien ist 4, doch besitzen Lacertilier häufig noch 5 Phalangen am 4. Finger, auch im ausgebildeten Zustand. — Die fossilen Halisaurier hatten bis zu 30 Phalangen an einem Finger (Ichthyosaurus). Es ist wohl kein Zweifel, daß dies sekundäre Hyperphalangie war (Baur 1887). Doch ging die frühere Annahme, daß die Polyphalangie etwas Primäres sei, von diesen Befunden aus.

3) Nach Kükenthal sind auch am 5. Finger von Krokodilembryonen mindestens 2 Phalangen überzählig. Der 1., 2. und 3. Finger erhalten von vornherein ihre definitive Phalangenzahl.

4) Schon Heusinger (1820) fand bei jungen Hühnern 2—3—1. A. Rosenberg (1872) vermutete beim 3. Finger des Hühnchens eine weitere Phalanx, da er eine Vorknorpelpartie an der betreffenden Stelle sah. Einen separaten Knorpel (also 2—3—2) wies Baur (1885) bei Embryonen von Anas domestica zuerst nach. Uebrigens besitzt Archaeopteryx lithographica 2—3—3 (nach Baur 1885 sogar 2—4—3).

5) 2 Epiphysenkerne werden auch anderwärts hier und da in einer Epiphyse angetroffen (vgl. p. 317 Anm. 1). — Der häufig gebrauchte Ausdruck „doppelte Epiphysenkerne“ für die Fälle, in welchen je eine Ossifikation an jedem Ende des Skelettstückes gefunden wird, ist mißverständlich wegen des Vorkommens von Fällen mit 2 Kernen in einer Epiphyse.

Dia- und Epiphysenverknöcherungen sicherere Resultate ergeben. LEBOUCQ (1899*) ist der Ansicht, daß die Vermehrung der Phalangen durch Sprossung der Fingerspitzen entstehe, sobald keine knöcherne Endkappe (RETTERER) an der Endphalanx vorhanden sei. Bei allen Mammaliern, welche konstante Phalangenzahlen aufweisen, findet er diese Endkappe und schiebt ihr die Ursache zu, daß Neubildung von Phalangen nicht stattfinden könne. HOWES (1888) leitet die Hyperphalangie nicht von den Anlagen der Phalangen selbst, sondern von intercalaren Syndemosen derselben ab, welche nach ihm verknöchern und in die Reihe der primären Ersatzknochen eintreten [1]).

Auch Oligophalangie ist bei Säugern beobachtet worden. LEBOUCQ (1899) sah am 4. Finger von Fledermausembryonen eine 3. Phalanx und distal davon eine zwar inkomplett gesonderte, aber sonst den übrigen Phalangenanlagen entsprechende Knorpelinsel (4. Phalanx?). Bei der Ossifikation entstehen nur in der 1. und 2. Phalanx Knochenkerne. Doch dringt von demjenigen der 2. Phalanx ein Zapfen in die Knorpelanlagen der 3. (und 4.) Phalanx ein. Wenn also beim fertigen Tier an diesem Finger scheinbar nur 2 Knochen vorhanden sind, so ist doch in dem distalen der beiden mehr als eine ursprüngliche Anlage erhalten.

Beim Menschen tritt der Knorpel, welcher die Anlage der Mittelphalanx der 5. Zehe bildet, häufig in Konnex mit der Endphalanx. Beide Knorpel bilden dann ein Stück, in welchem auch nur ein Ossifikationspunkt auftritt oder sonstige regressive Veränderungen im Verknöcherungsprozeß beobachtet wurden. Die Mittelphalanx ist also im Beginn der Verkümmerung begriffen (PFITZNER 1890, HASSELWANDER 1903). Uebrigens hat EIMER (1901) gezeigt, daß im allgemeinen das menschliche Fußgewölbe eine Zunahme der Stärke seiner Elemente zeigt (als Anpassung an die Aufgaben der aufrechten Gangart). Man kann also aus Reduktionen in der Kleinzehe nicht auf solche des ganzen fibularen Fußrandes schließen.

Die Verminderung der Phalangenzahl des Daumens und der Großzehe bei Säugetieren wird zwar allgemein für eine Folge des Verlustes der Endphalanx gehalten. Doch ist dies ontogenetisch nicht nachgewiesen. PFITZNER (1892, 1897), PERRIN (1893), LAMBERTZ (1900), HASSELWANDER (1903) u. a. verteidigen die Annahme, daß nicht die 3., sondern die 2. Phalanx verloren gegangen sei, weil sie die RETTERER'sche Endkappe der Endphalanx für ein Homonom derjenigen der Terminalglieder der anderen Finger halten und auch sonst Uebereinstimmungen in der Ossifikation der jeweils apicalen Phalangen finden.

c) Vergleich des Skelettes der tetrapoden und tetrapterygialen Formen.

In einem früheren Abschnitt (p. 243) wurde der Schluß gezogen, daß die äußere Entwickelung der Gliedmaßen bei Tetrapoden und ihre Stellungsänderungen in der Ontogenese zu einer Form der ersten Anlage zurückleiten, welche in allen essentiellen Punkten mit dem frühesten Stadium der paarigen Fischflossen übereinstimmt. Wie steht es nun mit dem Skelett beider?

1) Die von RYDER (1885) herstammende Hypothese, daß ein bei Wasserraubtieren angeblich vorkommender Knorpelfaden, welcher dort als Anhang der Endphalanx gefunden wurde, sich nachträglich gliedere und die überzähligen Phalangen liefere, ist hinfällig geworden; denn LEBOUCQ (1888) wies nach, daß jener Faden nicht aus Knorpel besteht, sondern eine bindegewebige, stark verlängerte Fingerkuppe ist. Auch bei Walen ist ein solcher Knorpelfaden nicht bekannt.

Nach den in den vorhergehenden Abschnitten dieses Kapitels gegebenen speciellen Nachweisen ist die früheste Skelettanlage bei tetrapoden wie bei tetrapterygialen Formen einheitlich. Das Gewebe ist in diesem Stadium ein dichtes Mesenchym (Vorknorpel) und repräsentiert einen in der Körperwand gelegenen Abschnitt (zonale Anlage: Schultergürtel, Becken) und eine in der freien Gliedmaße sich entwickelnde Platte (Pterygium bei Fischen, Chiridium bei Tetrapoden), welche in beiden Fällen successive distalwärts aussproßt in dem Maße, wie die freie Gliedmaße wächst, und basal von Anfang an mit der zonalen Anlage kontinuierlich zusammenhängt. Auch später, nachdem diskontinuierliche Knorpelcentren aufgetreten sind, kommt es nochmals zu einer vorübergehenden Verschmelzung der Knorpelinseln durch Brücken aus demselben Gewebe (Knorpel), also zu einer Einheit, welche sowohl bei Fischen wie bei Tetrapoden nachgewiesen ist, dann aber bei der Gelenkbildung regressiven Prozessen (Umwandlung in Faserknorpel oder völliger Auflösung) verfällt. Unter den Tetrapoden ist freilich diese zweite, knorpelige Einheit des Gliedmaßenskelettes auf die niederen Formen (vor allem die Amphibienentwickelung) beschränkt. Bei Amnioten kommt sie nur unvollständig oder gar nicht mehr zu stande; die Gelenke bilden sich vielmehr von vornherein in den vorknorpeligen Partieen zwischen den in Betracht kommenden Knorpelinseln. Es hängt dies wahrscheinlich mit dem bei Amnioten durchweg höheren Entwickelungszustand der Gelenkformen (Diarthrosen) zusammen, welche eine längere Entwickelungszeit und deshalb frühere Anlage beanspruchen.

Auch die zeitliche Folge der Entwickelung, welche bei der Fischflosse darin gefunden wurde, daß bei den einfacheren Formen (Selachier, Dipnoer) das Zonoskelett vorangeht und darauf das Pterygium als sein Sproß baso-terminalwärts von diesem auswächst, ist im tetrapoden Schema manchmal rein nachzuweisen (Amnioten), freilich, wie dies bei Fischen auch der Fall sein kann, manchmal gestört, falls besondere, dem Embryonalleben eigentümliche Veränderungen der Bauchwand (z. B. bei der Aufblähung im Larvenleben von Anuren) eine zeitige Anlage des Zonoskelettes verhindern.

Bei der Verknorpelung sondern sich die Teile. Auch dies ist bei tetrapterygialen wie tetrapoden Formen dasselbe. Der zonale Bogen entsteht bei beiden in einem Guß, indem sich von der glenoidalen Partie aus chondrifizierende Grundsubstanz durch Thätigkeit der entsprechend angeordneten Zellen ventralwärts und dorsalwärts vorschiebt. Als wichtigstes Merkmal beim Zonoskelett ist hervorzuheben, daß die Bogenform, welche bei Fischen so charakteristisch ist, sich auch bei Tetrapoden (Schultergürtel und Becken) in diesem Stadium noch erkennen läßt. Allerdings beginnen hier schon Abweichungen aufzutreten, indem bei vielen Tetrapoden (z. B. schon bei den niedersten, den Urodelen) eine tiefgreifende Spaltung des ventralen Bogenteiles in zwei Aeste [1]) stattfindet. Wenn dann bei den höheren Extremitäten in der späteren Entwickelung Schultergürtel und Becken

1) Von der glenoidalen Partie aus bildet sich als dorsaler Fortsatz beim Schultergürtel dessen scapularer, beim Becken dessen iliacaler Teil, als ventraler Fortsatz bei ersterem Coracoid + Procoracoid, bei letzterem Pubis + Ischium. Es kommen übrigens auch ungespaltene ventrale Fortsätze der Gürtel bei Tetrapoden vor. — Manchmal treten bei Tetrapoden separate Centren in den einzelnen Teilen an die Stelle des einheitlichen Knorpels.

durch Ausgestaltung besonderer Abschnitte des Zonoskelettes und namentlich beim Auftreten der neuen Gewebsform, des völlig anderen mechanischen Gesetzen folgenden Knochengewebes, voneinander und von den gleichnamigen Gebilden bei Fischen verschieden werden, so ist das deutlich eine späte Differenzierung, welche der Uebereinstimmung der frühesten Anlagen keinen Abbruch thut.



Fig. 264. Vorknorpelplatten im Frühstadium bei einer vorderen Selachierextremität (I, nach E. Ruge) und bei einer Urodelenhand (II, nach C. Rabl). *a* Spitze der Achse, an welcher das Wachstum fortschreitet.

Es ist daran zu erinnern, daß bei der Fischflosse gerade im Gürtelskelett der älteste, primitivste Bestandteil des ganzen Extremitätenskelettes erkannt wurde. Die ontogenetische Uebereinstimmung der Entwickelung bei Tetrapoden mit Fischen an dieser Stelle ist also von fundamentaler Bedeutung.

Weit schwieriger gestaltet sich die Frage nach den genetischen Uebereinstimmungen zwischen Chiridium und Pterygium. Betrachtet man aber hier zunächst die Form der Vorknorpelplatte während des terminalen Wachstums (es setzt zu dieser Zeit häufig in den basalen Teilen bereits die Chondrifikation ein), so ist eine allgemeine Uebereinstimmung zwischen beiden Gliedmaßen unverkennbar (Fig. 264). Denn es sprossen beim Chiridium (II) ebenso aus einem einheitlichen Stiel successive Fortsätze aus wie beim Pterygium (I). Diesen Befund[1]) halte ich für fundamental wichtig für die Vergleichung des Chiridium mit dem Pterygium.

Mit der Bildung der Knorpelinseln entsteht dann aber ein höchst variables Bild bei den pentadactylen Gliedmaßen, denn zeitlich können die Centren in der verschiedensten Folge auftreten. Als einzige Konstante ist uns in diesem Wechsel zur Zeit bekannt, daß sich das Stylopodium zuerst, dann das Zeugopodium und schließlich das Autopodium anlegt. In dieser, baso-terminalen Reihenfolge verknorpeln auch gewisse Pterygia (s. u.). Die Succession der einzelnen

---

1) Es sind hier ganz allgemein die Fortsatzbildungen, wie sie sich bei allen Fischen und bei allen Tetrapoden finden gemeint. Es sollen nicht etwa speciell die Fortsätze des Selachier- und Amphibienskelettes, die in Fig. 264 nebeneinander gesetzt sind, homologisiert werden. Dagegen zeigt die Nebeneinanderstellung dieser beiden Formen, wie ähnlich die Bildungsvorgänge bei der Vorknorpelplatte in beiden Gruppen sein können. Denn die Succession der Strahlen, die vom präaxialen Rand der Extremität zum postaxialen hin einer nach dem anderen aussprossen, ist völlig identisch. Wenn bei vielen Tetrapoden Synchronismus im Auswachsen der Fortsätze auftritt (manche Amnioten) oder gar die umgekehrte Folge (vom postaxialen zum präaxialen Rand hin) sich findet (Anuren), so sei daran erinnert, daß Aehnliches beim Pterygium auch vorkommt (p. 214).

Bestandteile der oben genannten Hauptabschnitte ist aber (vor allem im Autopodium) eine so verschiedenartige bei Tetrapoden, daß hier der zeitlichen Folge, wie sie uns zur Zeit bekannt ist, meines Erachtens keine phylogenetische Bedeutung zugemessen werden kann. Das Bestimmendere für den Vergleich ist die Formentwickelung der einzelnen Teile.

Da ist mit dem zunächst dem Gürtel und auch zuerst entstehenden Element, dem Stylopodium, zu beginnen. Als Vergleichsobjekt unter den primitiven Entwickelungsformen des Pterygium kommt am ehesten das proximalste Stück in der Skelettanlage der freien Dipnoerflosse (Ceratodus: 1. Achsenglied, Fig. 265a *I*) in Frage. Denn es ist, wie im Chiridium, das einzige im ersten Abschnitt der Extremität separat sich anlegende Element. Nachbarn sind ihm nicht zur Seite.

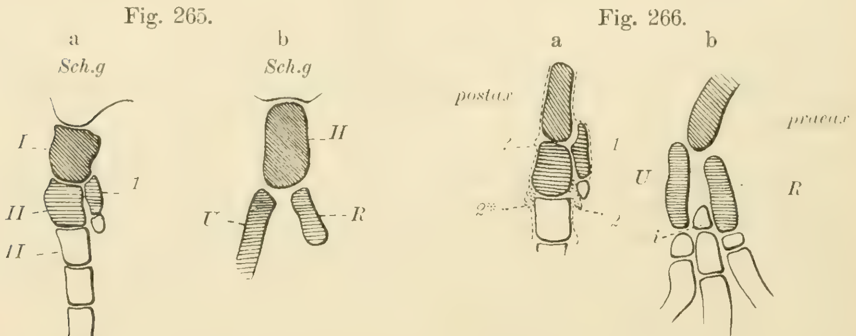


Fig. 265. Knorpelige Skelettanlagen im Frühstadium einer Dipnoerflosse (a, nach Semon) und eines Urodelenarmes (b, nach Rabl). Die einander entsprechenden Teile sind mit identischer Schraffierung versehen. Die lateinischen Ziffern bedeuten die Glieder des Achsenstrahles, die deutschen diejenigen des ersten Seitenstrahles bei Ceratodus. *Schg* Schultergürtel.

Fig. 266. Dasselbe wie in Fig. 87, nur in einem etwas älteren Stadium. a Ceratodus (nach Semon), b Isodactylium (nach Shitkov).

Auch das Metapterygium der Selachier kommt hier in Betracht. Doch erhält dieses bald im Meso- und Propterygium Nachbarn, die allerdings sekundär ontogenetisch entstehen und außerdem eine so reiche Fiederung durch zahlreiche sich terminal bildende Sprossen zeigen, Vorgänge, welche beim Chiridium so völlig fehlen, daß eine nur allgemeine Aehnlichkeit in der frühesten Anlage konstatiert werden kann, welche aber unverkennbar ist.

Für den örtlich und zeitlich folgenden Abschnitt des Chiridium, das Zeugopodium, besteht ebenfalls im Dipnopterygium ontogenetisch eine komplette Homologie in den beiden Hauptelementen. Das zweite Achsenglied und das Basalsegment des ersten präaxialen Seitenstrahles bei Ceratodusembryonen (Fig. 265a *II* und *1*) liegen gerade so zueinander und haben dieselbe Aehnlichkeit in Form (annähernd auch an Breite) wie die Frühanlagen von Radius und Ulna (resp. Tibia und Fibula) bei Tetrapoden [1]). Etwas später bildet sich an der präaxialen

1) Dagegen tritt bei Ceratodus in der späteren Entwickelung Konkrescenz dieser beiden Skelettabschnitte ein, so daß also das fertige Flossenskelett dieses Dipnoers

Seite des Stammstrahles beim Dipnopterygium ein weiteres Stück aus (Fig. 266a, *2*), dem ein neuer Seitenstrahl entsproßt. Es entsteht zwischen den distalen Enden der beiden Hauptbestandteile des zweiten Abschnittes (welche oben mit dem Zeugopodium verglichen wurden) und gleicht darin dem Intermedium der Tetrapoden (Fig. 266b, *i*). Auch die Beziehung zum postaxialen Element des Zeugopodium, welche bei der Anlage 2 des Dipnopterygium charakteristisch ist (Fig. 266a), fehlt bei Tetrapoden nicht. Sie ist jedoch bei letzteren meist erst in ein wenig älteren Stadien deutlich erkennbar [1]) (Fig. 249, p. 292).

Ob auch ein Homologon des postaxial im Dipnopterygium sich anlegenden Stückes (Fig. 266a, *2**) beim Chiridium vorkommt, ist zweifelhaft. Denn das Pisiforme, welches der Lage und ontogenetischen Beziehung zur Ulna nach eine große Aehnlichkeit mit *2** besitzt, ist ein Accessorium, und als solches nicht sicher primärer Herkunft [2]).

An sich könnte die lange, schon früh bei Ceratodus in reicher Quergliederung entstehende Achse des Pterygium (Fig 265a *A*) als Gegengrund gegen die Homologisierung mit dem Chiridium gelten, weil bei letzterem eine solche fehlt. Doch zeigt die frühe Entwickelung der Selachier, daß gerade hierin nichts Typisches für das Pterygium liegt. Auch im Selachopterygium ist ähnlich wie bei Urodelen gleichsam die Spitze des auswachsenden Baumes verkümmert (vgl. auch Fig. 264 I, II bei *A*), so daß die Seitenäste bei diesen früher und stärker auswachsen, als dies bei Dipnoern der Fall ist. So gleicht also in diesem Punkt die Frühentwickelung des Chiridium niederer Tetrapoden mehr den gleichen Stadien des Selachopterygium, in der Art der Anordnung von Stylo- und Zeugopodium mehr dem Dipnopterygium. Die Stammform des Chiridium muß also in einer dem Selacho- und Dipnopterygium gemeinsamen Uranlage gesucht werden, von welcher sich das letztere durch sein enormes terminales (Längen-)Wachstum und die damit verbundene Ausgestaltung der biserialen Fiederung entfernt hat und von welcher das erstere durch frühe lateral- und kranialwärts gerichtete Differenzierungen (Vermehrung der präaxialen Strahlen, Meso- und Propterygium) verschieden ist. Diese Frühform ist noch rein hypothetisch; denn in reiner Ausbildung ist sie weder ontogenetisch noch paläontologisch bisher bekannt geworden. Doch verläßt der Vergleich, wie er oben versucht ist, nicht den Boden des thatsächlich bei niederen Formen manifesten Befundes. Auch die vergleichende Anatomie und die Paläontologie melden vieles zu seinen Gunsten.

---

schon zu hoch specialisiert ist, als daß das Chiridium mit ihm direkt verglichen werden könnte (p. 218).

1) Die jüngsten Stadien bei den geeigneten Objekten unter den niederen Tetrapoden sind hier vielleicht nur zu wenig auf diesen Punkt hin untersucht. Uebrigens kann nicht etwa erwartet werden, daß *i* aus der Anlage der Ulna (Fibula) successive aussproßt. Denn alle Knorpel legen sich bekanntlich als separate Centren an.

2) An der im Dipnopterygium mit ? bezeichneten Stelle (Fig. 266a) entsteht entweder kein postaxialer Strahl bei Ceratodus oder er kommt sehr verspätet und nur noch individuell zur Anlage. Bei Tetrapoden ist hier keine für einen Vergleich in Betracht kommende Anlage vorhanden. Wenigstens kann ich die Patella, das einzige Accessorium, welches ungefähr an dieser Stelle liegt, nicht als primäres Element anerkennen (THILENIUS 1895 glaubt, sie sei ein solches), halte sie vielmehr mit FLOURENS u. v. a. für eine sekundäre Neubildung, welche phylogenetisch durch die Beziehung zur Sehne der Streckmuskulatur entstanden ist.

Wende ich mich jetzt zum Autopodium der Tetrapoden, so ist hier keine Form in den Entwickelungsstadien des Pterygium bekannt, auf welche die Entwickelung jenes in toto ohne weitgehende Hilfsannahmen bezogen werden könnte. Es müßte für eine unmittelbare vergleichend-embryologische Beweisführung verlangt werden, daß im Pterygium ein Frühstadium gefunden würde, welches in Anordnung und Zahl der Elemente denen des Autopodium bei Tetrapoden entspräche. Da aber zur Zeit die Entwickelung nirgends diese Forderung in klarer Weise für das ganze Autopodium erfüllt, so greift unter den Autoren die alte Ansicht um sich, daß überhaupt eine direkte Verwandtschaft der distalen Teile auszuschließen und das Autopodium (nach vielen sogar auch das Zeugopodium) als eine vom Pterygium genealogisch unabhängige Neubildung zu betrachten sei. Doch scheint es mir übereilt wegen mangelnder Parallelstadien beim Pterygium, also aus negativen Gründen, solche positiven Schlüsse zu ziehen. Es erwächst solchen Annahmen die Aufgabe, den Nachweis zu liefern, daß ein von den Pterygiophoren unabhängiger Atavus existiert hat, auf welchen das Chiridium als Neubildung zu beziehen wäre, d. h. also eine Form mit nacktem Achsenstab (entsprechend dem Stylopodium) ohne weitere Gliederung (denn die dem Zeugo- und Autopodium oder jedenfalls die dem letzteren entsprechenden Teile müßten ja jener Ausgangsform in allen Entwickelungsstadien fehlen). Solange diese nicht bekannt ist[1]), haben jene Hypothesen keinen höheren Wert.

Andererseits ist jedoch zu konstatieren, daß wenigstens für einen Teil, ja für die größte Gruppe der Elemente des Autopodium unmittelbare Anknüpfungen im Pterygium gegeben sind. Die Fingeranlagen (Meta- und Acropodium) bieten eine klare Uebereinstimmung mit der Ontogenie der Radien der Fischflosse (Selacho- und Dipnopterygium). Als vorknorpelige Strahlen sowohl wie durch die Gliederung in reihenförmig angeordnete Knorpelelemente sind beide homonom. Besonders wichtig ist es, daß auch im Basipodium überall, wie die Entwickelungsgeschichte desselben ergeben hat, ursprünglich die distalen Carpalia resp. Tarsalia zu je einem Strahl des Meta- und Acropodium gehören. Die Fiederung des Chiridium ist also vom terminalen Ende bis in das Basipodium hinein manifest. Gerade die Hand- und Fußplatten, welche diese Fiederung beherbergen, sind es ja auch, welche in der äußeren Formentwickelung bei Amnioten der Fischflosse so außerordentlich ähnlich sind, daß schon v. Baer sie miteinander in genetische Beziehung brachte[2]). Das einzige Stück des Auto-

1) Sehr beachtenswert ist der Versuch Gr. Kerr's (1900, 1902, III[5], p. 234), die Flosse von Lepidosiren als Ausgangspunkt des Chiridium nachzuweisen. Sie würde den oben erhobenen Ansprüchen genügen. Doch ist der Einwand gerechtfertigt, daß hier keine primäre Einfachheit, sondern sekundäre Rückbildung gegenüber Formen wie Ceratodus vorliegt (die Gründe hierzu sind kürzlich zusammengestellt und erweitert bei Fürbringer 1902, III[5], p. 234). Auch liegen vorläufig erst kurze Mitteilungen über die Ontogenie der Flosse von Lepidosiren vor, aus welchen bezüglich dieser Frage nichts zu ersehen ist.

2) In diesem Stadium sind das Stylo- und Zeugopodium noch ganz kurz (im primitiven Zustand, p. 285), stecken ganz in der Basis der Platte, so daß ein äußerlich sichtbarer „Stiel" derselben kaum erkennbar ist. Daraus darf jedoch nicht der Schluß gezogen werden, daß sich die Hand vor dem Arm bilde, wie dies Emery

podium, auf welche sich derzeit die Unklarheit des Vergleiches beschränkt, besteht also nur in der proximo-centralen Reihe, bestehend aus den kanonischen Elementen *r* (*t*), *u* (*f*) und *C*. Für diese gilt allerdings das oben bereits Gesagte, daß sich die Vorstellungen, welche heute über die primäre Anordnung dieser drei Stücke möglich sind, nicht über das Niveau von Vermutungen erheben und daß weitere Aufschlüsse erst von zukünftigen Untersuchungen erhofft werden können. Immerhin sei auf den Befund bei Isodactylium hingewiesen, welcher im frühesten Stadium bereits jene Elemente mit den anderen in deutlicher Reihenanordnung zeigt (Fig. 248, p. 291). Dieser Einzelfall kann jedoch nicht allen Basipodia zum Ausgangspunkt gedient haben und bedarf noch der Erweiterung.

Schließlich ist noch auf die Versuche der Achsenbestimmung im Chiridium hinzuweisen. Denn wenn dieses von dem Pterygium abgeleitet werden soll, muß erwartet werden, daß auch der Achsenstrahl, welcher bei primitiven Pterygia stets vorhanden, wenn auch nicht immer so stark wie im Dipnopterygium entwickelt ist, ursprünglich im Chiridium vorhanden war. Daß uns aber die Lage der Achse speciell im Autopodium bei unserer Unsicherheit über die primäre Beschaffenheit seines proximo-centralen Abschnittes nicht klar entgegentreten kann, liegt auf der Hand. Abgesehen von dieser Beschränkung ist aber eine Bestimmung der Achsenlage möglich. Folgt man der Vorschrift HUXLEY's und paßt das Chiridium und Pterygium in Horizontalstellung so aufeinander, daß präaxialer Rand auf präaxialen und postaxialer Rand auf postaxialen zu liegen kommt (Fig. 265), so ergiebt sich die Homologie der Achse der Fischflosse mit der Ulna (Fibula)[1]) bei Tetrapoden. Es steht damit im Einklang, daß das Intermedium häufig ontogenetisch besonders innige Beziehungen zur Ulna (Fibula) besitzt, gerade so wie der betreffende Seitenstrahl des Dipnopterygium zur Achse (vergl. p. 327). Häufig ist die Lage des Intermedium bei den fertigen Formen nicht mehr so charakteristisch. Naturgemäß muß die Achse, welche im Zeugopodium am postaxialen Rand liegt, auch im Autopodium auf dieser Seite gesucht werden [2]). Ob sie aber dort in den Randfinger (5.) oder etwa in seinen

(1897) und PETER (1902) thun; denn die Skelettentwickelung zeigt ja das Gegenteil. Der Arm bildet sich nicht später als die Hand, aber er wächst erst spät in die Länge und gewinnt dann erst seine charakteristische Form als „Stiel" der Platte.

1) Es gilt dies allerdings nur unter der berechtigten Voraussetzung, daß die postaxiale Seite der Fiederung des Dipnopterygium (da diese bei Ceratodus am ersten Glied bereits rudimentär ist) nicht mehr im Chiridium erhalten ist und daß nur die präaxialen Seitenradien für den Vergleich in Betracht kommen. Doch ist auch der Versuch gemacht worden, die postaxialen Seitenradien mit den Hauptelementen des Chiridium unter Beiseitesetzung der präaxialen Radien zu homologisieren (BAUR 1885, E. ROSENBERG 1892). Danach wäre die Achse durch den Radius zu legen, und der erste postaxiale Seitenstrahl wäre die Ulna. Mit dem Kern der HUXLEY'schen Beweisführung verträgt sich diese Ansicht durchaus; denn auch bei ihrer Annahme können die Extremitätenschemata so aufeinander gepaßt werden, daß sich die Achsen decken. Dagegen widerspricht die Hypothese dem Nachweise GEGENBAUR's (1876), daß das Intermedium zur Ulna (bez. Fibula) besonders innige Beziehungen besitzt; denn diese müßten nach ihr zwischen Intermedium und Radius (bez. Tibia) bestehen. So fügte GEGENBAUR (l. c.), indem er HUXLEY's Ansicht übernahm und seine eigene frühere Meinung als irrtümlich aufgab, erst das bedeutsamste Moment in die Behandlung dieser Frage ein.

2) Es ist freilich auch der Versuch gemacht worden (LEBOUCQ 1884, 1899

nächsten Nachbar (4.) fällt, ist nur im Autopodium selbst zu entscheiden und deshalb, wie oben gesagt wurde, unsicher. So viel steht fest, daß das Urchiridium sehr wohl eine deutliche Achse gehabt haben kann. Denn am postaxialen Rand der Embryonen recenter Formen sind deutlichere Spuren davon erhalten als bei ausgebildeten Tieren.

Es existieren namentlich in der vergleichend-anatomischen Litteratur zahlreiche Versuche, die Achse auch im Autopodium der Tetrapoden genauer zu bestimmen. Ich lasse sie hier beiseite, weil ich ihnen keinen tieferen Wert beimessen kann [1]).

Es besteht ferner die Hypothese, daß die einheitlichen Teile des Extremitätenskelettes (vor allem das Stylopodium, auch das Zonoskelett) durch Konkrescenz metamerer Teile entstanden seien. Entweder stützt sich dieselbe auf den Vergleich mit dem Pterygium, indem angenommen wird, daß das Stylopodium im Metapterygium der Selachier sein komplettes Homologon habe und daß durch eine Stellungsänderung des letzteren die charakteristische, vom Körper abstehende Lage des Stylopodium bei niederen Tetrapoden zu stande gekommen sei (Balfour u. v. A.). Für diese Autoren liegt der Beweis für die metamere Zusammensetzung ganz bei den im Pterygium gegebenen Verhältnissen, die ich bei diesem besprochen habe, aber nicht als zwingend anerkennen kann. Andererseits ist zu Gunsten dieser Hypothese angenommen worden (Mollier 1895), daß im Chiridium eine neue, diesem eigene Konkrescenz hinzutrete, welche im Pterygium noch nicht vorhanden sei. Es sollen 5 (oder mehr) Strahlen, welche bei Fischen noch frei dem Basipterygium aufsitzen, miteinander basal verschmolzen sein und durch diese Konkrescenz das Stylopodium und Zeugopodium erzeugt haben. Die frei herausragenden Strahlenenden seien die Finger. Doch ist diese Konkrescenz weder beobachtet, noch ist indirekt die ursprüngliche Existenz separater

---

Kükenthal 1889, 1893), die Achse schräg durch den Carpus zu legen, weil bei Säugetierembryonen manchmal eine von der Ulna zum Daumen in gerader Reihe ausgerichtete Folge von Carpalia und Metacarpalia beobachtet wurde. Ein solcher Befund hat aber nur dann vergleichend-morphologischen Wert, wenn auch im Pterygium eine solche Reihenbildung nachzuweisen ist. Im übrigen können sich reihenförmige Anordnungen gewiß leicht sekundär beim Autopodium herausbilden, und darin, daß sie dies thun und von primären Reihen schwer zu unterscheiden sind, liegt hauptsächlich die Schwierigkeit des Problems. Indem nun E. Rosenberg (1891) nachwies, daß jene Schrägreihe kein Homologon bei der Fischflosse haben kann, widerlegte er den Versuch, sie als Achse des Chiridium anzusehen.

1) Rabl (1901, III[5], p. 235) hat, um die Wertlosigkeit solcher Versuche zu illustrieren, außer einer kleinen Auswahl historischer Achsenschemata, mehrere von ihm selbst konstruierte zusammengestellt, welche alle in gleicher Weise den von Gegenbaur an eine richtige Achsenkonstruktion gestellten Anforderungen genügen sollen. Es liegt dem ein Mißverständnis zu Grunde. Denn Gegenbaur hat nicht, wie Rabl meint, zum Prinzip seiner Konstruktion die Forderung gemacht, daß jeder Strahl des Schemas nur durch eines der kanonischen Carpalia gehen dürfe (er hat vielmehr ausdrücklich zugegeben, daß Dichotomie oder Mehrfachteilung von Strahlen eine Rolle spielen könne, 1864, p. 165). Bei Gegenbaur ist die Bestimmbarkeit eines hypothetischen Strahles im Chiridium abhängig von der Möglichkeit, die Lage auf die Verhältnisse des Pterygium zurückzuführen. Das ist eine auch heute noch aktuelle Forderung, mit welcher in Zukunft Versuche, einen Achsenstrahl nachzuweisen, in erster Linie werden zu rechnen haben. — Wie wenig übrigens Gegenbaur selbst sein eigenes Schema des Chiridium oder irgend ein anderes als endgültig betrachtete, hat er selbst klar ausgesprochen (1898, p. 527).

Strahlen an Stelle der genannten Abschnitte mit einiger Sicherheit begründet [1]).

Es sei noch erwähnt, daß auch das Crossopterygium als Ausgangsform für das Chiridium angenommen wurde (Emery 1887, 1894 etc., Pollard 1892, Klaatsch 1896). Doch fehlt diesem ein Homologon des Stylopodium. Die Versuche, diese Schwierigkeit durch weitere Hypothesen zu umgehen, halte ich für wenig glücklich. Sie sind rein vergleichend-anatomisch, da die Entwickelung jener Formen noch zu unbekannt ist.

Litteratur.

Verzeichnis der wichtigsten im dritten Abschnitt citierten Quellen[2]).

Bade, P. *Die Entwickelung der menschlichen Fußknochen nach Röntgogrammen. Sitz.-Ber. Niederrhein. Ges. Bonn* ***1896.***

— *Die Entwickelung des menschlichen Skelettes bis zur Geburt. Arch. mikr. Anat. Bd. LV. Bonn* ***1899.***

Bardeen, Ch. R., *and* **Lewis, W. H.** *Development of the limbs, body-wall and back in man. Journ. americ. Anat. Vol. I. Chicago* ***1901.***

v. Bardeleben, K. *Hand und Fuß. Referat. Verhdl. Anat. Ges. Straßburg. Jena* ***1894.*** *(Außerdem zahlreiche Publikationen des Autors aus den Jahren 1883—1894, über welche in dem Referat berichtet ist.)*

Barfurth, D. *Versuche über die Umwandlung der Froschlarven. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIX. Bonn* ***1887.***

— *Ein Triton mit einer überschüssigen fünfzehigen Vordergliedmaße (atavistische Regeneration). Verhdl. Anat. Ges. Tübingen. Jena* ***1900*** *(s. auch Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I.* ***1894****).*

Baur, G. *Der Carpus der Paarhufer. Eine morphogenetische Studie. (Vorl. Mitt.) Morph. Jahrb. Bd. IX. Leipzig* ***1884.***

— *Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. (Vorl. Mitt.) Zool. Anz. Leipzig* ***1885.***

— *Ueber die Kanäle im Humerus der Amnioten. Morph. Jahrb. Bd. XII. Leipzig* ***1887.***

— *Beiträge zur Morphogenie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Teil. Batrachia. Jena* ***1888.***

— *The pelvis of the Testudinata, with notes on the evolution of the pelvis in general. Journ. Morph. Vol. IV. Boston* ***1891.***

— *Der Carpus der Schildkröten. Anat. Anz. Bd. VII. Jena* ***1892.*** *(Ueber zahlreiche andere Arbeiten Extremitäten betreffend s. Verzeichnis der Schriften des Autors bei Wheeler: George Baur's life and writings Americ. Naturalist. Vol. XXXIII. Boston* ***1899.***

Van Bemmelen. *Ueber die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV.* ***1889.***

1) Metamere Muskelknospen, von welchen bei Selachiern eine primäre Segmentierung der Skelettanlagen abzuleiten versucht wurde, sind auch bei Tetrapoden in seltenen Fällen gefunden worden (bei Eidechsen Van Bemmelen 1889; sie fehlen völlig bei Amphibien, Vögeln und Säugern). Es besteht eine solche Abstufung zwischen dem Auftreten von lang persistierenden Muskelknospen, flüchtigem Auftreten von solchen und bloßem Ausströmen von Muskelbildungszellen aus den Myotomen, daß wohl kaum nach dem Verhalten des myogenen Materiales eine durchgreifende Scheidung der Pterygia von den Chiridia vorgenommen werden kann, wie dies bei Rabl (1901) geschieht. Auch verschwinden die Knospen da, wo sie bei Tetrapoden vorkommen, so schnell, daß irgendwelche Lagebeziehungen zum Skelett nicht zu stande kommen. An solche knüpft sich bei Selachiern der eigentliche Versuch, die Konkrescenz der Skelettanlagen zu beweisen. Die Verhältnisse bei Tetrapoden sind also noch unzulänglicher in dieser Richtung als bei Fischen. — L. Bolk (1894), welcher aus der metameren Folge ausgebildeter Muskeln beim Menschen auf eine ursprüngliche Segmentierung des Skelettes schloß (Sklerozonentheorie), hat diese Ansicht selbst inzwischen im Wesentlichen wieder zurückgenommen (1899; vergl. auch Braus 1904, III[5], p. 195).

2) Vgl. Anm. 1 p. 195 und p. 233.

Bendz, H. *Explicatio iconum anat. vulgarium danicorum mammalium domesticorum. Fasc. ost. Hafniae* ***1850.***

Bernays, A. *Die Entwickelungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im allgemeinen. Morph. Jahrb. Bd. IV. Leipzig* ***1878.***

Bolk, L. *Beziehungen zwischen Skelett, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel. Morph. Jahrb. Bd. XXI. Leipzig* ***1894.***

— *Die Segmentaldifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Morph. Jahrb. Bd. XXVI—XXVIII. Leipzig* ***1898. 1899.***

Born, G. *Die sechste Zehe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. VI. Leipzig* ***1876*** *(s. auch Verhdl. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte. Graz* ***1875****).*

— *Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. II. Leipzig* ***1877.***

— *Nachträge zum Carpus und Tarsus der Saurier. Ibidem. Bd. IV.* ***1880.***

Broom. *On the development and morphology of the marsupial shoulder-girdle. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXIII.* ***1899.***

— *On the early condition of the shoulder-girdle in the Polyprotodont Marsupials Dasyurus and Perameles. Journ. Linn. Soc. Zool. Bd. XXVIII. London* ***1902.***

Bruch, C. *Ueber die Entwickelung der Clavicula und die Farbe des Blutes. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. IV. Leipzig* ***1853.***

— *Untersuchungen über die Entwickelung der Gewebe bei den warmblütigen Tieren. Frankfurt a. M.* ***1863.***

v. Bunge, A. *Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte des Beckens der Amphibien, Reptilien und Vögel. Inaug.-Diss. Dorpat* ***1880.***

Chomiakoff. *Die Entwickelung des Tarsus bei Pelobates fuscus. Bull. soc. imp. Moscou. T. VIII.* ***1894.***

Cuénod. *L'articulation du coude. Internat. Monatschr. Anat. Phys. Bd. V. Leipzig* ***1888.***

Dugès, A., *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges. Mém. des savants étrang. Acad. roy. d. sc. Institut de France* ***1834.***

Le Damany. *Les torsions osseuses, leur rôle dans la transformation des membres. Journ. anat. physiol. Année 39.* ***1903.***

Eggeling, H. *Ueber den oberen Rand des menschlichen Brustbeinhandgriffes. Verhdl. anat. Ges. Heidelberg* ***1903.***

Emery, C. *Zur Morphologie des Hand- und Fußskelettes. Anat. Anz. Jena* ***1890.***

— *Studii sulla morfologia dei membri dei mammiferi. Mem. R. Accad. Bologna. Ser. 5. T. II.* ***1891.***

— *Studi sulla morfologia dei membri degli Anfibi e sulla filogenia del Chiropterygio. Ricerche Laborat. Roma. Vol. IV.* ***1894*** *(s. auch arch. ital. de biol. T. XXII und Memor. R. Accad. Bologna. Ser. 5, T. II).*

— *Ueber die Beziehungen des Crossopterygium zu anderen Formen der Gliedmaſsen der Wirbeltiere. Anat. Anz. Bd. XIII. Jena* ***1897.***

— *Accessorische und echte Skelettstücke. Erwiderung an Herrn Dr. Thilenius. Ibid.* ***1897*.***

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fußskelettes der Marsupialier. Semon, Zool. Forsch.-Reis. Bd. II. Jena* ***1897**.*** *(S. auch Rend. Acc. Lincei. T. V.* ***1895*** *und Arch. ital. biol. T. XXV.* ***1896.****)*

— *Hand- und Fußskelett von Echidna hystrix. Ibidem. Bd. III.* ***1901*** *(s. auch Verhdl. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte München* ***1899****).*

Ewart, J. C. *The second and fourth digit in the horse: their development and subsequent degeneration. Proceed. R. Soc. Edinburgh. Vol. XX.* ***1894*** *(s. auch Journ. compar. Path. and Therapy Edinburgh. London. Vol. VII; Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXVIII; Veterinarian. London. Vol. LXVIII).*

Fischer, E. *Bau und Entwickelung des Carpus und Tarsus von Hyrax. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXVII. Jena* ***1903.***

Fraisse, P. *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Berlin, Cassel,* ***1885.***

Froriep, H. *Diskussion zu dem Vortrag von Kollmann: Handskelett und Hyperdactylie. Vers. Anat. Ges. Würzburg. Jena* ***1888.***

Fürbringer, M. *Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln, I—V. Jen. Zeitschr. Bd. VII.* ***1873****; Bd. VIII.* ***1874****; Bd. XXXIV.* ***1900.*** *Bd. XXXVI.* ***1902*** *und Morph. Jahrb. Bd. I.* ***1875.***

— *Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morph. Jahrb. Bd. V.* ***1879.***

— *Diskussion zum Vortrag von Kollmann. Vers. Anat. Ges. Würzburg. Jena* ***1888.***

Gallois, E. et Cade, A. *Recherches anatomiques sur la date d'apparition et le développement on ligament on membrane iuterosseuse de l'avant-bras. Journ. Anat. Phys. Bd. XXXIX. Paris* ***1903.***

Gegenbaur, C. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1. Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig* ***1864*** *(2. Heft.* ***1865****, s. Litt. dieses Kap. p. 234).*
— *Ein Fall von erblichem Mangel der Pars acromialis claviculae mit Bemerkungen über die Entwickelung der Clavicula. Jen. Zeitschr. Bd. I.* ***1864****.*
— *Kritische Bemerkungen über Polydactylie als Atavismus. Morph. Jahrb. Bd. VI. Leipzig* ***1880.***
— *Ueber Polydactylie. Ibidem. Bd. XIV.* ***1888*** *(vergl. Arbeiten über Gliedmaſsenskelett zusammengestellt bei M. Fürbringer: Carl Gegenbaur. In „Heidelberger Professoren aus dem 19. Jahrhundert" Festschrift. Bd. II. p. 460. Heidelberg* ***1903.***
Gervais, P. *Théorie du squelette humain fondée sur la comparaison ostéologique de l'homme et des animaux vertébrés. Paris-Montpellier* ***1856.***
Götte, A. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere: Brustbein und Schultergürtel. Arch. mikr. Anat. Bd. XIV. Bonn* ***1877.***
— *Ueber Entwickelung und Regeneration des Gliedmaßenskelettes der Molche. Leipzig* ***1879.***
Gruber, W. *Vorläufige Mitteilung über die sekundären Fußwurzelknochen des Menschen. Arch. Anat. Phys.* ***1884*** *(s. auch zahlreiche Abhdl. in Bull. Acad. imp. St. Pétersbourg. T. XV. XVI. XVII etc.).*
Guldberg. *Ueber temporäre äußere Hinterflossen bei Delphinembryonen. Verhdl. Anat. Ges. Straßburg. Jena* ***1894*** *(s. auch A. L. III[10] und I[3], p. 174).*
Hagen, W. *Die Bildung des Knorpelskelettes beim menschlichen Embryo. Arch. Anat. Phys. Jg.* ***1900.***
Hasselwander, A. *Untersuchungen über die Ossifikation des menschlichen Fußskelettes. Zeitschr. Morph. Anthrop. Bd. V. Stuttgart* ***1903*** *(s. auch Sitz.-Ber. Akad. München. Bd. XXXI.* ***1900.*** *Rückert).*
Henke *und* **Reyher.** *Studien über die Entwickelung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Sitz.-Ber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXX.* ***1875.***
Hoffmann, C. K. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. XII. Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeines bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren und dem Menschen. Niederl. Arch. Zool. Bd. V. Leiden-Leipzig* ***1879*** *(auch holländisch in K. Akad. Wetenschappen. Amsterdam* ***1879****).*
Holl, M. *Ueber die Entwickelung der Stellung der Gliedmaßen des Menschen. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. C.* ***1891.***
Howes, G. B., *and* **Davies.** *Observations upon the morphology and genesis of supernumerary phalanges with especial reference to those of Amphibia. Proc. Zool. Soc. London.* ***1888.***
— *and* **Ridewood, W.** *On the carpus and tarsus of the Anura. Ibidem* ***1888.***
Howes, G. B. *Notes on variation and development of the frogs vertebral and limb skeleton of the Amphibia. Ibidem* ***1893.***
— *On the coracoid of the terrestrial vertebrates. Ibidem* ***1893*.***
— *and* **Swinnerton.** *On the development of the skeleton of the Tuatara Sphenodon punctatus. Trans. Zool. Soc. London. Vol. XVI.* ***1901.*** *(vergl. auch Ibidem 1900)*
Hultkranz, J. Wilh. *Das Ellenbogengelenk und seine Mechanik. Jena* ***1897.***
Johnson, A. *On the development of the pelvic girdle and skeleton of the hind limb in the chick. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIII.* ***1883*** *(auch Morph. Jahrb. Bd. XIII).*
Jordan, P. *Die Entwickelung der vorderen Extremität der anuren Batrachier. Inaug.-Diss. Leipzig* ***1888.***
Kollmann, J. *Handskelett und Hyperdactylie. Verhdl. Anat. Ges. Würzburg. Jena* ***1888.***
Kükenthal, W. *Ueber die Hand der Cetaceen. I, II, III. Anat. Anz. Bd. III und V. Jena* ***1888*** *und* ***1890.***
— *Die Hand der Cetaceen. Denkschr. Med. naturw. Ges. Jena. Bd. III.* ***1889.***
— *Cetologische Notiz. Anat. Anz. Bd. V. Jena* ***1890*.***
— *Ueber die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. V.* ***1890**.***
— *Zur Entwickelung des Handskelettes des Krokodils. Morph. Jahrb. Bd. XIX. Leipzig* ***1892.***
— *Mitteilungen über den Carpus des Weißwals (Die Bildung des Hamatum und das Vorkommen von zwei oder drei Centralia). Morph. Jahrb. Bd. XIX. Leipzig* ***1892*.***
— *Ueber Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen. Anat. Anz. Jena* ***1895.***
— *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Semon's Zool. Forschungsreis. Bd. IV. Jena* ***1897.***
Lambertz. *Die Entwickelung des menschlichen Knochengerüstes während des fötalen*

Lebens dargestellt an Röntgenbildern. Fortschr. Gebiet Röntgenstrahlen. Erg. Heft 1. **1900**.

Leboucq, H. *De l'os central du carpe chez les mammifères. Bull. Acad. R. Belgique T. IV.* **1882**.

— *Recherches sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Arch. biol. T. V.* **1884**.

— *Ueber das Fingerskelett der Pinnipedier und der Cetaceen. Verhdl. Anat. Ges. Würzburg. Jena* **1888**.

— *Ueber Hyperphalangie bei Säugetieren. Verhdl. Anat. Ges. Berlin. Jena* **1896**.

— *Le dévéloppement du squelette de l'aile du marin (Vespertilio murinus). Verhdl. anat. Ges. Gent. Jena* **1897**.

— *Recherches sur la morphologie de l'aile du murin (Vespertilio murinus) livre jubil. Van Bambeke. Bruxelles* **1899**.

— *Ueber die Entwickelung der Fingerphalangen. Verhdl. Anat. Ges. Tübingen. Jena* **1899***.

Leche, W. *Ueber die Entwickelung des Unterarmes und Unterschenkels bei Chiroptera. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. V, Bihang. Stockholm* **1879**.

— *Zur Morphologie der Beutelknochen. Verh. biol. Ver. Stockholm* **1891**.

Lewis, W. H. *The development of the arm in man. American Journ. Anatomy. Vol. I. Chicago* **1902**.

Leighton, V. L. *The development of the wing of Sterna Wilsonii. Americ. Naturalist. Vol. XXVIII.* **1894**.

Lignitz, W. *Die Entwickelung des Schultergürtels beim Frosch. Inaug.-Diss. Leipzig.* **1897**.

Mehnert, E. *Untersuchungen über die Entwickelung des Os pelvis der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. XIII. Leipzig* **1888**.

— *Untersuchungen über die Entwickelung des Beckengürtels bei einigen Säugetieren. Ibidem. Bd. XV.* **1889**.

— *Untersuchungen über die Entwickelung des Beckengürtels der Emys lutaria taurica. Ibidem. Bd. XVI.* **1890**.

— *Ueber die Entwickelung des Os hypoischium (Os cloacae aut.), Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidechsen. Ibidem. Bd. XVII.* **1891**.

— *Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energieen. Morphol. Arbeiten. Bd. VII. Jena* **1897** *(vgl. auch Morphol. Arbeiten. Bd. VI. 1896).*

— *Demonstration und Erläuterung von Ratitenbecken als Beleg für mechanische Umgestaltung in der Ontogenie und phylogenetische Beziehung zum Beckengürtel der Dinosaurier. Verhdl. Anat. Ges. Halle. Jena* **1902**.

Mollier, S. *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte. Bd. V. Wiesbaden* **1895** *(s. auch Sitz.-Ber. d. Gesell. Morph. Physiol. München* **1894**).

Müller, M. *Die Reduktion des Brustschultergürtels der Saurier bis zum völligen Verlust desselben. Inaug.-Diss. Leipzig* **1900**.

Nassonov, N. *Sur le développement du squelette des extrémités de l'autruche. Bibliogr. anatom. Paris. Nancy* **1896** *(s. auch A. L. III*[9] **1894/95**.)

Neuhäuser, H. *Beiträge etc. I. Die Beckendrehung. Zeitschr. Morphol. Anthrop. Bd. III. Stuttgart* **1901**.

Norsa, E. *Alcune ricerche sulla morfologia dei membri anteriori degli Ucelli. Ricerche Laborat. anat. Roma. Vol. IV.* **1894** *(s. auch Arch. ital. biol. T. XXII.* **1894**).

Parker, W. K. *A monograph on the structure and development of the shouldergirdle and sternum in the Vertebrata. Ray Society London.* **1868**.

— *On the structure and development of the wing in the common fowl. Phil. Transact. Bd. CLXXIX. London* **1888**.

Paterson, A. M. *The position of the mammalian limb regarded in the light of its innervation and development. Anatom. Depart. Owens College. Manchester* **1891**.

Van Pee, P. *Recherches sur le développement des extrémités chez Amphiuma et Necturus. Compt. rend. Assoc. Anatomistes Liége* **1903**.

— *Ueber die Entwickelung der Extremitäten bei Amphiuma und Necturus. Verh. anat. Ges. Heidelberg* **1903***.

— *Les membres chez Amphiuma. Anat. Anz. Bd. XXIV. Jena* **1904**.

Peter, K. *Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. IV und V. Die Extremitätenleiste der Amnioten und die Anlage der Mitteldarmdrüsen. Arch. mikr. Anat. Bd. LXI. Bonn* **1902**.

Petersen, H. *Untersuchungen zur Entwickelung des menschlichen Beckens. Arch. Anat. Phys. Jhrg.* **1893**.

Pfitzner, W. *Bemerkungen zum Aufbau des menschlichen Carpus. Verhdl. Anat. Ges*

Göttingen. Jena ***1903*** *(s. auch zahlreiche Aufsätze in Morph. Arbeiten. Bd. I—VIII.* ***1891—98*** *und Ztschr. f. Morph. Anat. Bd. II.* ***1900****).*

Rabl, C. *Vortrag V. Anatomenkongreß München* ***1895*** *(nach Mollier, Cheiropterygium. Anat. Hefte. Bd. V.* ***1895****. p. 451).*

— *Diskussion zu van Pées Vortrag. Verh. anat. Ges. Heidelberg* ***1903****.*

— *Ueber einige Probleme der Morphologie. Ibidem* ***1903****.

Rambaud, A., et Renault, Ch. *Origine et développement des os. Paris* ***1864****.*

Rathke, H. *Ueber den Bau und die Entwickelung des Brustbeines der Saurier. Ein Programm. Königsberg* ***1850****.*

Retterer, Ed. *Contribution à l'étude du développement du squelette des extrémités chez les mammifères Journ. Anat. Phys. Paris* ***1884. 1896. 1902*** *(s. auch Compt. rend. Soc. Biologie* ***1886. 1894. 1896*. 1896**. 1898. 1902****).*

Rjascheff, A. *Untersuchungen einiger auf die Entwickelung des Extremitätenskelettes der Säugetiere bezüglicher Fragen. Diss. Jurgew* ***1893****.*

Rosenberg, A. *Ueber die Entwickelung des Extremitätenskelettes bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmaßen charakterisierten Wirbeltieren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. XXIII. Leipzig* ***1872****.*

Rosenberg, E. *Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. Leipzig* ***1875****.*

— *Ueber einige Entwickelungsstadien des Handskelettes der Emys lutaria Marsilii. Ibidem. Bd. XVIII.* ***1892****.*

Ryder, J. A. *On the genesis of the extraterminal phalanges in the Cetacea. Americ. Naturalist* ***1885****.*

Sabatier, A. *Comparaison des ceintures et des membres antérieures et posterieurs dans la série des Vertébrés. Mém. Acad. sc. lettr. Montpellier. V. IX. Montpellier-Paris* ***1880****.*

— *Morphologie du sternum et des clavicules. Compt. rend. Acad. sc. Paris. V. CXXIV. Paris* ***1897****.*

Schauinsland, H. *Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria: Skelettsystem, schallleitender Apparat, Hirnnerven etc. Arch. mikr. Anat. Bd. LVI. Bonn* ***1900****.*

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. Sphenodon, Callorhochus, Chamäleo. Zoologica. Bd. XVI. Stuttgart* ***1903****.*

Schomburg, H. *Entwickelung der Muskeln und Knochen des menschlichen Fußes (gekrönte Preisschrift). Göttingen* ***1900****.*

Schwegel. *Die Entwickelungsgeschichte der Knochen des Stammes und der Extremitäten. Sitz.-Ber. Akad. d. W. Wien. Bd. XXX.* ***1858****.*

Semon, R. *Zur vergleichenden Anatomie der Gelenkbildungen bei den Wirbeltieren. Festschr. v. Kupffer. Jena* ***1899****.*

Shitkov, B. M. *Ueber den Bau und die Entwickelung des Skelettes der freien Gliedmaßen des Isodactylium Schrenckii Strauch. Zool. Anz. Bd. XXII. Leipzig* ***1899****.*

Steinheim. *Die Entwickelung der Frösche. Hamburg* ***1820****.*

Strasser, H. *Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Eine morphogenetische Studie. Morph. Jahrb. Bd. V. Leipzig* ***1879*** *(s. auch Zool. Anz.* ***1878****).*

— *Sur le développement du carpe chez les Anoures, et l'apparition des extrémités des membres chez les Vertébrés en général. C. R. 85. Sess. Soc. Helv. Sc. nat. Genève* ***1902****.*

Thilenius, G. *Zur Entwickelungsgeschichte der Sesambeine der menschlichen Hand. Morph. Arbeiten. Bd. V. Jena* ***1895*** *(s. auch Anat. Anz. Bd. IX u. X.* ***1894****).*

— *Das Os intermedium antebrachii des Menschen. Ibidem. Bd. V.* ***1895****.

— *Untersuchungen über die morphologische Bedeutung accessorischer Elemente am menschlichen Carpus (und Tarsus). Ibidem. Bd. V.* ***1896****.*

— *Accessorische und echte Skelettstücke. Anat. Anz. Bd. XIII. Jena* ***1897****.*

Tiedemann. *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Bd. I.* ***1810****.*

Tornier, G. *Zur Phylogenese des terminalen Segmentes der Säugetierhintergliedmaßen. Teil I, II. Morph. Jahrb. Bd. XIV. XVI. Teil III. Arch. Naturgesch. Jahrg.* ***1891****.*

— *Ueber Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Arch. Entw.-Mechanik. Bd. III. IV. Leipzig* ***1896*** *(s. auch Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin.* ***1896. 1897.*** *Zool. Anz.* ***1897****).*

Vogt, Chr. *Ueber die Verknöcherung des Hohlhandbandes und andere Sesambeine der Säuger nebst Bemerkungen über Gliedmaßenmuskeln derselben. Inaug.-Diss. Tübingen. Landshut* ***1894****.*

Voeltzkow, M. *Gesichtsbildung und Entwickelung der äußeren Körperform bei Chelone imbricata Schweigg. Abhdl. Senkenberg. naturf. Ges. Bd. XXVII. Frankfurt a. M.* ***1903*** *(siehe auch A. L. III[8]).*
Weber, M. *Anatomisches über Cetaceen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. Leipzig* ***1888.***
— *Over hyperphalangen Vormen bei Cetaceen. Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereenig.* ***1892.***
Wiedersheim, R. *Ueber die Entwickelung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz.* ***1889. 1890.***
— *Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere.* ***1892.*** *(Litt. III[5], p. 235, s. auch Morphol. Jahrb. II.* ***1876.*** *VI.* ***1880****).*
— *Die Phylogenie der Beutelknochen. Eine entwickelungsgeschichtlich-vergleichendanatomische Studie. Ztschr. wiss. Zool. Bd. LIII. Bonn* ***1892****.
Zwick, N. *Beträge zur Kenntnis des Baues und der Entwickelung der Amphibiengliedmaßen, besonders von Carpus und Tarsus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII.* ***1898.***

Inhaltsverzeichnis.

Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.

Von

Prof. Dr. **H. Schauinsland**[1]).

Eine Schilderung der Wirbelsäule und ihrer Entwickelung müßte eigentlich auf physiologischer Grundlage sich aufbauen, denn all die mannigfaltigen Umbildungen, die sie bei den verschiedenen Vertretern der Vertebraten erfährt, erfolgen stets im Zusammenhang mit und in Abhängigkeit von den Aufgaben und Leistungen, deren Erfüllung ihr obliegt. Ihr fällt es zu, dem Körper Halt und und Stütze zu gewähren, ohne seine Beweglichkeit zu sehr zu beeinflussen, diese vielmehr noch zu erleichtern durch die Darbietung von Ansatzstellen für die bewegende Muskulatur. Daneben soll sie aber auch zum Schutz gereichen für wichtige Organe, für das Rückenmark und die Hauptblutgefäße, während Abkömmlinge von ihr, die Rippen und das Brustbein, im Rumpf der höheren Formen Brust- und Baucheingeweide zu decken und zu sichern haben.

Leider fehlen uns bis jetzt noch so gut wie alle Vorarbeiten für eine derartige physiologische Betrachtungsweise, und daher wird auch nachstehend fast immer nur eine Besprechung der morphologischen Verhältnisse stattfinden.

Wohl kaum ein Organ zeigt bei den Vertebraten so wie die Wirbelsäule in derart hervorstechender Weise die Neigung, von niedrigen zu höheren Stufen, von einfacheren zu komplizierteren Zuständen in allmählichem Gange vorzuschreiten. Vergleicht man das Achsenskelett eines Cyclostomen etwa mit dem eines Säugers, so erscheint es auf den ersten Blick fast unmöglich, das eine auf das andere zurückzuführen, und dennoch sind sie durch Uebergänge fest miteinander verbunden.

Erreicht wird die ganze Mannigfaltigkeit im Aufbau durch die verschiedenartige Verwertung des dafür zur Verwendung kommenden Materials. Einerseits wird dieses geliefert von der Chorda und

1) Der Versuch, ein klares Bild von der Entwickelung der Wirbelsäule auf Grund des Studiums der überaus reichen Litteratur allein zu entwerfen, kann wegen der Fülle der verschiedenartigen Ansichten, die selbst bei wichtigen Fragen sich oft diametral gegenüberstehen, nicht günstig ausfallen. Die meisten Vertebratenabteilungen wurden daher von mir selbst durchgearbeitet, und somit sind auch die Abbildungen mit wenigen, als solche bezeichneten Ausnahmen nach Originalpräparaten angefertigt.

ihren Derivaten, andererseits von dem direkt aus den Ursegmenten abstammenden Mesenchym. Aus dem Ueberwiegen des einen, dem Zurücktreten des anderen dieser beiden Baustoffe, aus ihrem Verhalten und dem Grad ihrer gegenseitigen Beeinflussung während der verschiedenen Stadien der Entwickelung, in Verbindung mit dem Auftreten von Knorpel und Knochen und dem sich zwischen diesen gleichsam entspinnenden Konkurrenzkampfe lassen sich all die Variationen der Wirbelsäule in der langen Kette der Vertebraten erklären.

Eine vergleichende Betrachtungsweise zeigt dabei aufs deutlichste, daß, je höher das Tier steht, in desto frühere Embryonalstadien Entwickelungszustände der Wirbelsäule verlegt werden, die bei niederen Formen während des ganzen Lebens dauernd bestehen. So stellen die „häutigen" und knorpeligen Zustände der Wirbelsäule, der Entwickelungsgrad der Chordascheide etc., die bei niederen Vertebraten bleibend sind, nur vorübergehende Phasen in der Ontogenese der höheren Formen dar und sind damit wohl geeignet, manchen brauchbaren Rückschluß auf den Gang der Phylogenese zu machen.

Wie nun die Vorgänge im einzelnen sich abspielen, möge das folgende zeigen.

Acranier.

Wichtigste Litteratur: Joh. Müller 1844; Kowalewsky 1867; W. Müller 1871; Stieda 1873; Mihalkovicz 1875; Rolpf 1876; A. Schneider 1879; B. Hatschek 1882, 1888; Lwoff 1887, 1891, 1893; Ray Lankester 1889; Julia Platt 1892; H. Klaatsch 1892, 1895; Claus 1894; Josepf 1895; v. Ebner 1895.

Neben manchen anderen wichtigen Merkmalen ist vornehmlich der Besitz eines Achsenskelettes maßgebend dafür gewesen, daß Amphioxus den Vertebraten zugezählt wird.

Die ersten Anfänge zu einem solchen finden sich allerdings schon in niederen Formen, und es kann kaum zweifelhaft sein, daß es bereits als alte Erbschaft von diesen auf die Vorfahren der Wirbeltiere kam. Bei den Larven einiger Tunicaten — den Ascidien — und bei den Appendicularien sogar zeitlebens kommt nämlich ein axiales Stützorgan vor. Allerdings ist es zum größten Teil auf den zur Lokomotion dienenden Schwanzanhang beschränkt, dringt eine kurze Strecke weit aber doch in den Rumpf hinein und liegt hier zwischen Medullarrohr bezw. einer Reihe gangliöser Knötchen und dem Darm, dorsal von letzterem, ventral von ersteren, also ganz ähnlich wie bei den Vertebraten (Fig. 166a und b). Jenes Organ wird als Wirbelsaite oder Chorda dorsalis bezeichnet.

Seine erste Anlage besteht in einem plattenförmigen Zellstreifen (Fig. 166c, d), der ursprünglich die Decke des Entodermsackes bildet. Durch Einfaltung und allmähliche Abschnürung entwickelt sich aus der Chordaplatte ein Chordastrang mit rundlichem Querschnitt. Während in ihm die Zellen anfangs in doppelter Reihe nebeneinander liegen, verschieben sie sich bald darauf derart, daß sie in einfacher hintereinander sich befinden. Innerhalb einer solchen Zellensäule treten Vakuolen auf (Kowalewsky glaubt, daß sie zwischen je zwei Zellen entstehen, während Klaatsch 1895 ihr erstes Erscheinen ins Innere derselben verlegt), welche die Zellen fast völlig verdrängen. Infolge davon wird aus der zelligen Chorda eine mit Gallerte angefüllte Röhre, an deren Peripherie die Reste der verdrängten Zellen epithelartig gelagert sind (Fig. 166a).

Nach Klaatsch (1895) soll sogar rings um die Wirbelsäule eine zarte Cuticularbildung auftreten, die als eine primitive Chordascheide anzusehen wäre.

Weitergehende Aehnlichkeiten mit der Organisation der Vertebraten, wie vornehmlich der metamere Charakter der sich um die

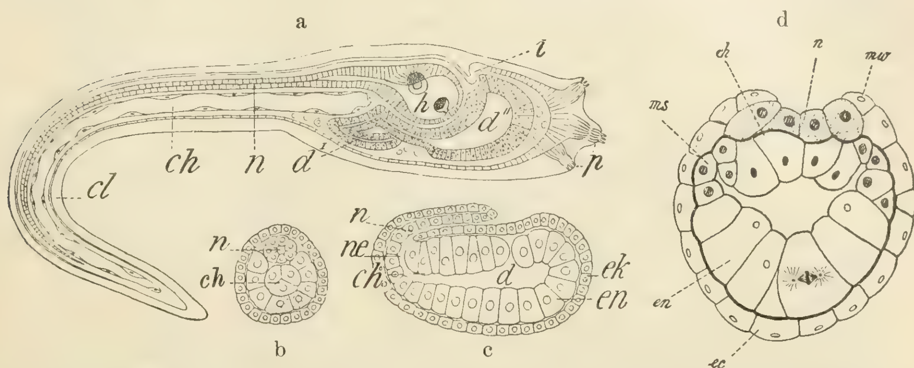


Fig. 166 a—d. Vier Abbildungen zur Ascidienentwickelung nach Kupffer und Kowalewski (Fig. 166 a, b, c) und Van Beneden und Julin (Fig. 166 d). Kopien aus R. Hertwig's Lehrbuch, 1903, und Korschelt und Heider's Lehrbuch, 1890. Fig. 166 a stellt eine eben ausgeschlüpfte Larve von Phallusia mentula dar, Fig. 166 b einen Querschnitt durch den Schwanz einer etwas jüngeren Larve von Phallusia mammillata, Fig. 166 c ein erheblich früheres Entwickelungsstadium derselben Species und Fig. 166 d einen Querschnitt durch einen Embryo von Clavellina. *ch* Chorda oder Chordaanlage. *cl* Cellulosemantel. *n* Neuralrohr oder Neuralplatte. *h* Anschwellung derselben. *ne* Canalis neurentericus. *mw* Medullarwülste. *d* Darm. *i* Mundeinstülpung. *p* Haftpapillen. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm. *ms* Mesodermdivertikel.

Chorda der Appendicularien herumlegenden Muskulatur (Gegenbaur) wurden von anderer Seite (O. Seeliger 1900) in Abrede gestellt, da in den einzelnen Abschnitten der Schwanzmuskulatur der Appendicularien keine echten, den Ursegmenten der Vertebraten vergleichbaren Myomere erblickt werden könnten.

Eine in mancher Hinsicht anders geartete, vornehmlich aber weitergehende Ausbildung erfährt die Chorda des Amphioxus. Vor allem ist sie nicht nur auf den Schwanz beschränkt, sondern durchzieht den Körper in seiner gesamten Ausdehnung selbst bis zu seinem äußersten vorderen Ende. Welches die Ursachen dieser Weiterbildung waren, und wie sie phylogenetisch erfolgt ist, darüber bleiben wir im Ungewissen. Ist uns ja überhaupt das Problem der ersten Entstehung der Chorda bis jetzt fast noch ein ungelöstes. Denn wenn wir auch annehmen wollen, daß sie zuerst wohl in einem zur Lokomotion dienenden Organ aufgetreten ist, und daß es mechanische Ursachen waren, unter deren Zwange sich Zellen, denen vorher eine andere Aufgabe zufiel, aus ihrem alten Verbande lösten, um ein Stützgebilde zu schaffen, so ist damit für unsere Erkenntnis doch nicht viel gewonnen. Gegenbaur (Lehrbuch, 1896) glaubt daher, daß der Chorda früher ein bereits fertiges Organ vorangegangen sei, das eine stützende Funktion noch nicht besaß, sondern sie erst allmählich erhielt. Als ein solches Organ würde jenes Divertikel anzusehen sein, welches sich an der Dorsalseite des Darmes bei manchen Invertebraten, z. B. auch bei Balanoglossus, vorfindet. Aus

ihm, oder wenigstens aus einem ihm ähnlichen Gebilde müsse die Chorda phyletisch abgeleitet werden.

Ontogenetisch erscheint ihre Anlage, wenigstens in späteren Stadien, oft im Zusammenhang mit der oberen Darmwand. Da es aber unverständlich bleibt, wie ein solches Stützorgan aus einer Darmwandanlage hervorgehen kann (Gegenbaur), so ist es wahrscheinlich, daß erst sekundär dem Entoderm die Leistung der Chordaanlage übertragen worden ist. Damit stimmt es überein, daß, wo bei niederen Formen (z. B. bei Rhabdopleura) die ersten Anfänge eines der Chorda an die Seite zu stellenden Stützgebildes sich erkennen lassen, diese nicht aus der Darmwand, sondern an der Eingangsstelle des Darmes, dort, wo ektodermale und entodermale Körperschichten aneinander grenzen, entstehen. Ebenso stammt auch bei den Vertebraten das erste zur Chordabildung verwendete Material aus einer ähnlichen indifferenten Lokalität der Embryonalanlage (und ist bei einer ganzen Reihe der höheren Formen mit Bestimmtheit dem Mesoderm zuzuzählen, H. Sch.)

Um wieder zu Amphioxus zurückzukehren, so weiß man seit den Untersuchungen Kowalewsky's (1867) und Hatschek's (1881), daß die Chorda dorsalis aus einer Einfaltung des medianen,

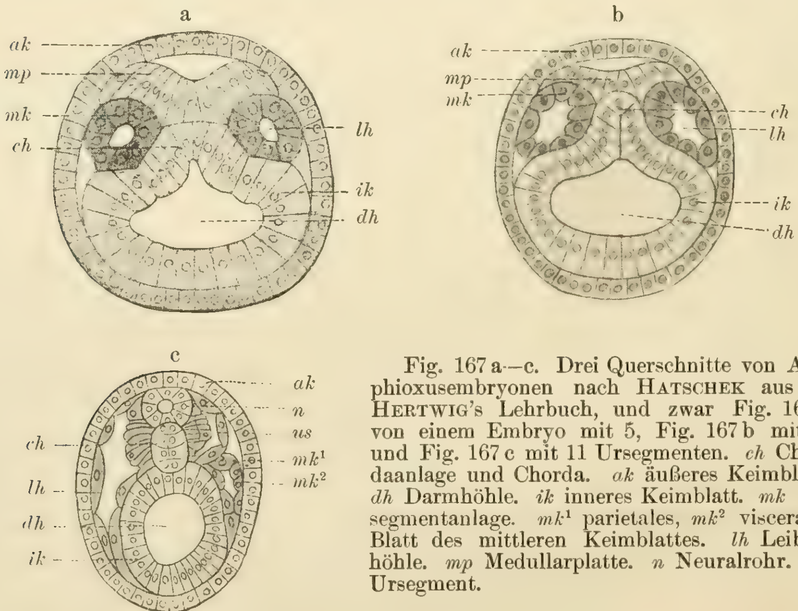


Fig. 167 a—c. Drei Querschnitte von Amphioxusembryonen nach Hatschek aus O. Hertwig's Lehrbuch, und zwar Fig. 167 a von einem Embryo mit 5, Fig. 167 b mit 6 und Fig. 167 c mit 11 Ursegmenten. *ch* Chordaanlage und Chorda. *ak* äußeres Keimblatt. *dh* Darmhöhle. *ik* inneres Keimblatt. *mk* Ursegmentanlage. mk^1 parietales, mk^2 viscerales Blatt des mittleren Keimblattes. *lh* Leibeshöhle. *mp* Medullarplatte. *n* Neuralrohr. *us* Ursegment.

zwischen den beiden Mesodermfalten gelegenen Teiles der dorsalen Entodermsackwand entsteht. Der unter der Medullarplatte gelegene Teil derselben krümmt sich nämlich zuerst etwas, faltet sich dann ein und wird endlich nach Verlust des spaltförmigen Lumens dieser Falte zu einem Strange, der anfangs noch an der dorsalen Begrenzung des Darmrohres teilnimmt, schließlich aber selbständig wird (Fig. 167 a—c).

Die Entwickelung der Chorda beginnt in der Region, in der die ersten Ursegmente gebildet werden, und schreitet von hier sowohl

nach hinten als auch nach vorne allmählich weiter. Ihr vorderster Abschnitt erstreckt sich dabei über das erste Ursegment hinaus und entsteht ebenfalls durch Einfaltung jenes rostralen Urdarmabschnittes, von dem keine Ursegmente mehr abgeschnürt werden. Sie reicht endlich bis an die vorderste Spitze des Körpers, ein Merkmal, durch welches Amphioxus sich sowohl von den Tunicaten als namentlich auch von allen Wirbeltieren unterscheidet (Fig. 168).

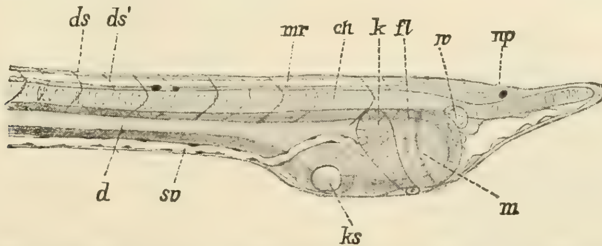


Fig. 168. Vorderende einer Amphioxuslarve, an welcher der Mund (*m*) und die erste Kiemenspalte (*ks*) entstanden ist, nach HATSCHEK aus KORSCHELT und HEIDER. *ch* Chorda. *d* Darm. *mr* Medullarrohr. *np* Neuroporus. *ds* Grenzen der Ursegmente (Myosepten). ds_1 dieselben von der anderen Körperseite durchscheinend. *fl* Flimmerstreifen. *k* Drüse. *w* Wimperorgan.

Es sei übrigens hier mit Bezug auf die vorher erwähnte Möglichkeit, daß dem Entoderm erst sekundär die Aufgabe der Chordabildung zugefallen sei, noch die Behauptung LWOFF's mitgeteilt, daß auch bei Amphioxus die erste Sonderung des in die Chorda übergehenden Gewebes an einer Stelle beginnt, an der noch keine Differenzierung von Ektoderm und Entoderm stattgefunden hat.

Sobald sich die Chorda als rundlicher Strang von der Darmwand emanzipiert hat, zeigt sie sich an Querschnitten aus vier bis fünf Zellen zusammengesetzt, die sich — ähnlich wie bei der Ascidienchorda — keilförmig zwischen einander schieben und (nach HATSCHEK und KLAATSCH) dabei so gelagert sind, daß man eine dorsale und ventrale einzellige und eine mittlere mehrzellige Lage unterscheiden kann. Indem dann die Elemente der mittleren Reihe sich derart anordnen, daß aus ihnen eine einfache Zellensäule sich ergiebt, deren einzelne Komponenten scheibenförmige Gestalt annehmen und in transversaler Richtung von einer seitlichen Oberfläche der Chorda bis zur anderen reichen, wird damit, wie es scheint, der Grund gelegt zu dem charakteristischen Aussehen der Amphioxuschorda im erwachsenen Zustande (Chordaplatten, KLAATSCH).

Die vorliegenden Untersuchungen genügen übrigens bei weitem nicht, um uns verständlich zu machen, wie aus den frühen Stadien der Chorda, die wir bis jetzt kennen gelernt haben, jene eigentümlichen histologischen Differenzierungen der Chorda des erwachsenen Amphioxus sich herausbilden. Diese weicht nämlich nicht nur von der jugendlichen Form ganz außerordentlich ab, sondern unterscheidet sich auch beträchtlich von der Chorda aller Cranioten. Bei der Betrachtung derselben folgen wir hauptsächlich den Arbeiten von JOSEPF (1895) und v. EBNER (1895).

Während sonst das Chordagewebe der Vertebraten aus dichtgedrängten polygonalen Zellen oder zellenähnlichen Gebilden sich zu-

sammensetzt und in dieser Hinsicht dem Pflanzenparenchyme ähnlich ist, besitzt es beim ausgebildeten Amphioxus nicht dieses Ansehen.

Hier wird der Chordastrang nämlich, wie es bereits von Joh. Müller (1844) und Goodsir (1844) erkannt wurde, in der Hauptsache aus dicht hintereinander liegenden faserigen Plättchen, den Chordaplatten (Fig. 169 a und b *chp*), aufgebaut, die im ganzen eine elliptische Form besitzen und an ihrem dorsalen und ventralen Rande einen kleinen Ausschnitt (Fig. 169 *dr* und *vr*) aufweisen. Jede besteht aus quer verlaufenden Fibrillen, die ihrerseits wieder aus alternierend differenten Gliedern ähnlich wie die Fibrillen von quergestreiften Muskeln zusammengesetzt sind. Im polarisierten Licht zeigen diese Glieder ein verschiedenartiges Verhalten und ebenso Farbstoffen gegenüber, so daß die Platten an gefärbten Präparaten ein sehr charakteristisches und zierliches Aussehen erhalten.

Neben jenen Faserplatten kommen auch noch homogene außerordentlich dünne Platten vor (Leydig, v. Ebner).

Lwoff (1891) behauptete, daß die von der Mehrzahl der vorangegangenen Autoren beschriebenen Platten nur Kunstprodukte seien, und daß in Wirklichkeit die Amphioxuschorda nicht anders gebaut wäre, als bei den

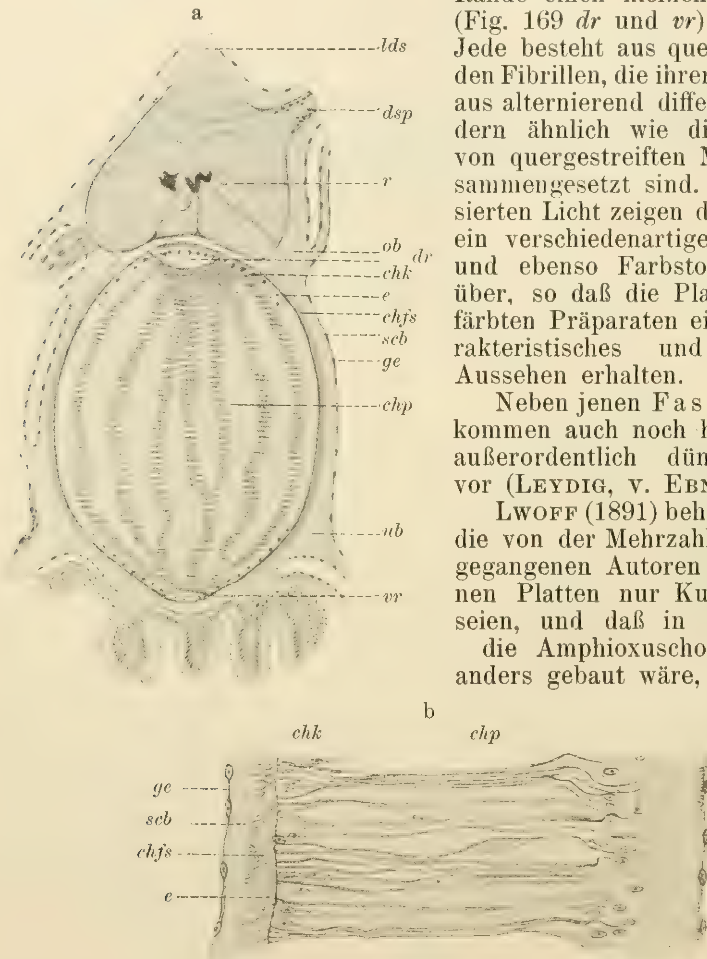


Fig. 169 a und b. Querschnitt durch den vorderen Rumpfteil eines 3 mm langen Amphioxus bei 108-maliger Vergrößerung (Fig. 169 a) und Frontalschnitt durch den dorsalen Teil der Chorda eines etwa 44 mm langen Tieres bei 256-facher Vergrößerung. Nach v. Ebner 1895. *chp* Chordaplatten. *chk* Chordakörperchen bezw. ihre Kerne. *dr* dorsaler Chordaraum, darüber das Müller'sche Gewebe und die dorsalen Längsfasern. *vr* ventraler Chordaraum, darunter das Müller'sche Gewebe. *e* Elastica (interna). *chfs* sogenannte „Chordafaserscheide“, wahrscheinlich nur der der Chorda anliegende Teil des skeletoblastischen oder corticalen Bindegewebes *(scb)*. *ge* mediale Epithellamelle des Sklerotoms (Grenzepithel). *ob* obere, *ub* untere Bogenbildungen des corticalen Bindegewebes. *r* Rückenmark. *dsp* dorsaler, *vsp* ventraler Spinalnerv. *lds* Ligamentum longitudinale dorsale.

Cranioten (womit KLAATSCH übereinstimmt), da jede der vermeintlichen Plättchen in Wirklichkeit sich aus den Membranen mehrerer stark abgeplatteter Zellen zusammensetze. Durch JOSEPF und v. EBNER wurde es aber zur Genüge dargethan, daß LWOFF sich auf Trugbilder stützte, und daß thatsächlich die Platten überall ohne Unterbrechung einheitlich von einer Seite der Chorda bis zur entgegengesetzten ziehen.

Der periphere Rand der Platten ist mit Ausnahme der erwähnten dorsalen und ventralen Ausschnitte innig mit dem inneren Teile der als Hülle der gesamten Chorda dienenden Chordascheide, der sogenannten Elastica interna, auf die wir noch später zurückzukommen haben, verwachsen, ja er geht in diese direkt über, so daß eine Isolation der einzelnen Platten oft gänzlich unmöglich ist (Fig. 169 b).

Von zelligen Elementen finden sich zunächst, bei erwachsenen Tieren allerdings nur in geringer Anzahl, zwischen den Platten die sogenannten Chordakörperchen (JOSEPF) [Fig. 169 b *chk*], die als Reste von Zellen zu betrachten sind, deren Grenzen verloren gingen infolge der Ausscheidung der Platten (JOSEPF). Außerdem sind sie enthalten in den dorsalen und ventralen Chordaräumen, die einerseits durch die erwähnten Ausschnitte der Platten an jenen Stellen, andererseits durch die elastische Scheide gebildet werden (Fig. 169 a). Diese Räume sind erfüllt von dem MÜLLER'schen Gewebe (W. MÜLLER 1871), das nach v. EBNER als ein von Kernen durchsetztes Plasmanetz ohne Zellabgrenzungen aufzufassen ist. Jedenfalls besteht es nicht, wie LWOFF meint, aus blasigen, ganz wie die Chordazellen anderer Tiere beschaffenen Zellen und zeigt demnach einen wesentlichen Unterschied gegenüber dem typischen Chordagewebe der Wirbeltiere (v. EBNER). Jenes kernhaltige Plasmanetz setzt sich auch etwas über die Grenzen der Chordaräume hin fort und findet sich ventral resp. dorsal von diesen zwischen den Chordaplatten, und zwar immer nur nahe an dem Ansatzpunkte derselben an die elastische Scheide (Fig. 169 a und b).

Von Wichtigkeit ist es, daß in den Chordaräumen außerdem noch ein System von Längsfasern vorkommt, die schwächer in dem ventralen, stärker im dorsalen entwickelt sind (und hier von JOSEPF als Ligamentum longitudinale internum bezeichnet werden). Sie liegen unmittelbar unterhalb der elastischen Scheide zwischen dieser und den Zellen bezw. den Kernen des WEBER'schen Gewebes.

Schon aus dem bis jetzt geschilderten Bau der ausgebildeten Amphioxuschorda ersieht man, daß er von jenem der anderen Wirbeltiere verschieden ist und ihm nicht ohne weiteres gleichgesetzt werden kann. Andererseits darf aber nicht so weit gegangen werden, jede Homologie in Abrede zu stellen. Die erste Anlage der Chorda erfolgt jedenfalls im wesentlichen ebenso wie bei anderen niederen Wirbeltieren. Wie bei diesen findet auch (nach HATSCHEK) sehr frühzeitig eine Vakuolisierung der Chordazellen statt; von da an verläuft aber sofort die weitere Entwickelung different, denn schon bei 1,1 mm langen Tieren hat sie zur Bildung der charakteristischen Chordaplatten geführt. Weitere Untersuchungen werden die Vorgänge aufzuklären haben, die zwischen dem Auftreten der ersten Vakuole und dem Entstehen der ersten Chordaplatte liegen.

Nicht mindere Schwierigkeiten als die Vergleichung des eigent-

lichen Chordagewebes des Amphioxus mit jenem anderer Wirbeltiere bereitet die dasselbe umgebende Hülle, die Chordascheide. Sie erscheint nicht einheitlich, denn man findet beim erwachsenen Tier am meisten nach innen gelegen zunächst eine ziemlich dünne elastische Scheide, die von Schneider (1879) entdeckt und Elastica interna genannt wurde (Fig. 169a und b *e*). Nach außen von ihr folgt eine ebenfalls zellenlose Hülle, die zwar bis zu gewissem Grade selbständig erscheint, dennoch aber mit dem ihr benachbarten skelettbildenden Bindegewebe innig zusammenhängt. Sie wurde von Joh. Müller und anderen, die die Elastica interna Schneider's noch nicht kannten, einfach Chordascheide, oder im Gegensatz zu dem sie umgebenden mesodermalen Bindegewebe innere Chordascheide genannt, von anderen Autoren wiederum als äußere Chordascheide — gegenüber der Elastica — oder endlich auch als Faserscheide bezeichnet. Sie besteht aus cirkulär verlaufenden, wahrscheinlich leimgebenden Bindegewebsfibrillen, die nicht die komplizierten Faseranordnungen aufweisen, wie in der Faserscheide der Cyclostomen und der Knorpelganoiden.

Ueber die Homologie dieser Scheide mit denen anderer Chordaten (man vergleiche die später bei den Cranioten, namentlich den Holocephalen über die Chordascheiden gemachten Angaben) sind bisher recht verschiedene Meinungen geäußert worden.

Nach einigen (Lwoff u. A.) sollen sie chordalen Ursprunges und homolog der Faserscheide der Cyclostomen sein.

Eine Abstammung von der Chorda nehmen C. Claus (1894) und Klaatsch (1895) ebenfalls an, setzen sie aber gleich der Elastica externa der Cranioten. Wie vor ihm es bereits Lankester (1889) gesehen hatte, fand auch Klaatsch (1895) (im Gegensatz zu Hatschek, der dies nicht beobachten konnte), daß die Chorda des Amphioxus bereits eine (primäre) der Tunicaten-Chordascheide vergleichbare Scheide besitze, ehe dieselbe von dem skelettbildenden Gewebe umwachsen sei, und glaubt, daß sie es sei, welche später enorm an Dicke zunehme und bei dem erwachsenen Tier die gesamte Chordascheide darstelle. Amphioxus hätte nach ihm also nur eine primäre elastische Scheide, eine Faserscheide existiere nicht. — Er übersieht dabei aber offenbar die Elastica interna Schneider's; und doch ist es sehr wahrscheinlich diese allein, welcher seine in so frühzeitigen Stadien beobachtete Scheide gleichzusetzen ist. Auf jeden Fall dürfte es nicht gerechtfertigt sein, die Elastica interna (Schneider) und die Faserscheide der Autoren der Elastica externa der übrigen Vertebraten zu homologisieren.

Für einen mesodermalen Ursprung der „Faserscheide" hat sich besonders Schneider ausgesprochen, und auch Lankester leitet sie nicht von der Chorda, sondern von dem sie umgebenden Bindegewebe ab. Derselben Ansicht ist auch Mihalkovicz (1875) und namentlich Josepf.

Hieran knüpft die Anschauung an, der wir (H. Sch.), da sie nach unseren heutigen Kenntnissen die wahrscheinlichste ist, folgen wollen, und die schon durch v. Ebner (1895) angedeutet wurde. Danach ist die einzige von der Chorda selbst abgeschiedene Scheide die elastische Scheide, welche von Schneider zwar Elastica interna genannt wurde, in Wirklichkeit aber der Elastica externa der Cranioten entspricht. Die nach außen von ihr liegenden Schichten

der Chordascheide, also auch die „Faserscheide“, gehören dem vom Sklerotom abstammenden Bindegewebe an (genauere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen hätten dafür allerdings noch den strikten Beweis zu erbringen) und sind somit auch dem skeletogenen oder skeletoblastischen Bindegewebe der Cranioten zu vergleichen. Eine der „Faserscheide“ der anderen Wirbeltiere entsprechende Scheide fehlt Amphioxus und muß ihm naturgemäß fehlen, da ein Chordaepithel, welches sonst dieser Scheide als Matrix dient, nicht vorhanden ist. Im übrigen dürfte eine Faserscheide auch nur an der Innenseite der elastischen Scheide gesucht werden, und in Bezug darauf könnte vielleicht in den oben erwähnten der Elastica innen anliegenden schwachen Faserzügen, welche sich in dem dorsalen und ventralen Chordaraum befinden, ein Vorläufer von ihr gesehen werden, in welchem Fall die Zellen des „Müller'schen Gewebes“ als dem Chordaepithel entsprechend aufzufassen wären.

Um mit der Chordascheide des Amphioxus abzuschließen, ist noch auf eigentümliche kleine Blindsäcke der elastischen Scheide hinzuweisen, die sich rechts und links der Mittellinie an der Dorsalseite der Chorda befinden. Sie erstrecken sich nach außen gegen das Rückenmark hin in die sogenannte „Faserscheide“ hinein, so daß diese, von der Fläche betrachtet, wie von elliptischen Löchern durchsetzt zu sein scheint, die von W. Müller (1871) zum erstenmal gesehen wurden. Erfüllt sind jene blindsackförmigen Ausstülpungen der Elastica von eigentümlichen Fasern, die von dieser entspringen und sich andererseits den Fasern der Chordaplatte so innig anlegen, daß sie nicht mehr weiter verfolgt werden können. Die Annahme Rolph's (1876), Lwoff's und namentlich Julia B. Platt's (1892), daß durch die (scheinbaren) Löcher der Chordascheide Fasern aus dem Rückenmark in analoger Weise wie an den Austrittsstellen der ventralen Spinalnerven in die Chorda eintreten, sind nach Josepf und v. Ebner völlig zurückzuweisen. —

Rings um die Chorda herum liegt das perichordale Bindegewebe. Seine Entwickelung vollzieht sich auf folgende Weise: Zu beiden Seiten des Medullarrohres liegen die Ursegmente im Gegensatz zu der ventral von ihnen befindlichen, ungeteilten Mesodermmasse der Seitenplatten segmental, wenn auch in Abweichung von den Cranioten noch nicht symmetrisch angeordnet und durch metamer sich folgende quere Septen — die späteren Myosepten — voneinander getrennt. Die Ursegmente besitzen eine Höhle, die Ursegmenthöhle, und an der diese umschließenden Wand kann man je ein parietales, dem Ektoderm anliegendes Blatt, das Cutisblatt, unterscheiden und ein mediales, das Muskelblatt (Hatschek) (Fig. 170 a und b). Letzteres setzt sich nach der Ventralseite in ein plattes Epithel fort — das Sklerotom (Fig. 170 a). In späteren Stadien wächst dieses Sklerotom in Gestalt einer dünnen, einschichtigen Epithelfalte zwischen Chorda dorsalis und Nervenrohr einerseits und Muskelplatte andererseits empor und trennt diese Organe voneinander, ebenso umgiebt es auch ventralwärts Aorta und Darmrohr. Von den beiden Blättern der Sklerotomfalte legt sich das mediale der Chorda und dem Medullarrohr an und wird als skeletogenes Blatt bezeichnet, während das andere, das Fascienblatt, sich der Innenseite des Muskelblattes anfügt (Fig. 170 b). Zwischen jenen beiden Blättern befindet sich die Sklerotomhöhle, die nach ihrer

Entstehung als Divertikel der Ursegmenthöhle aufzufassen ist. Diese Entstehung des Sklerotoms als Epithelfalte und auch seine weitere Entwickelung weicht übrigens nicht unbeträchtlich von den Entwickelungsvorgängen bei den Cranioten ab. Man vergleiche damit die späteren Angaben bei den Holocephalen, Squaliden etc. Zwischen dem

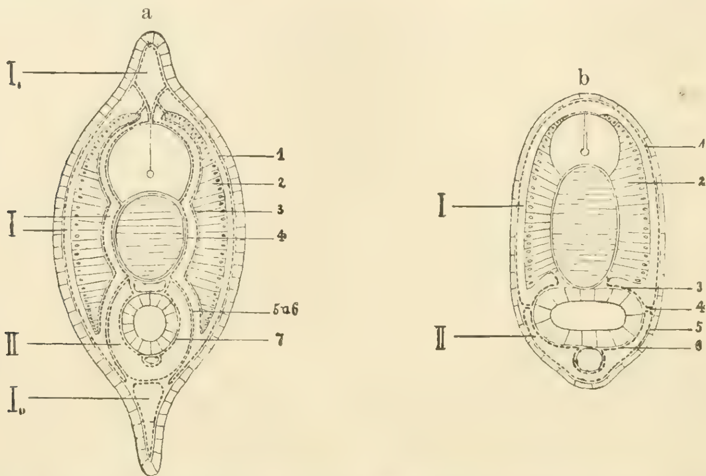


Fig. 170 a und b. Schematische Abbildungen eines Querschnittes aus der Körpermitte einer Amphioxuslarve mit 5 Kiemenspalten (Fig. 170a) und eines ebensolchen Schnittes aus der Körperregion zwischen Atemporus und After eines jungen Amphioxus unmittelbar nach der Verwandlung (nach Hatschek aus Korschelt und Heider). *1* Cutisblatt. *2* Muskelblatt des Ursegments. *3* in Fig. 170a die beginnende Falte des Sklerotoms, in Fig. 170b das laterale oder Fascienblatt des Sklerotoms. *4* in Fig. 170a Grenzzelle des Ursegments, in Fig. 170b das skelettogene Blatt des Sklerotoms. *5* in Fig. 170a Somatopleura, in Fig. 170b gastrale Fortsetzung des skeletogenen Blattes. *6* in Fig. 170a Splanchnopleura, in Fig. 170b Somatopleura. *7* in Fig. 170b Splanchnopleura. *I* Ursegmenthöhle in Fig. 170b auch die zwischen dem skeletogenen und Fascienblatt gelegene Sklerotomhöhle bezeichnend, da sie in der That nur ein neu entstandener Abschnitt der ursprünglichen Ursegmentshöhle ist. *I,* dorsale, *I,,* ventrale Flossenhöhle. *II* Splanchnocöl.

skeletogenen Blatt des Sklerotoms und der Chorda wird ein dünnes, gallertiges Bindegewebe gebildet, das von Fasern durchzogen ist, und in welches spärliche Zellen von diesem Blatt aus — das es lateralwärts als sogenanntes „Grenzepithel“ (Fig. 169a und b) umgiebt — hin und wieder eindringen. Dieses Gewebe ist vergleichbar dem skeletogenen oder skeletoblastischen Bindegewebe der Cranioten; da hier aber noch kein wirkliches Skelett zur Ausbildung kommt, nennt es Josepf (1895) corticales Bindegewebe. Wir zählten ihm bereits bei der Schilderung der Chordascheiden die „Faserscheide“ zu und müssen es auch hier wieder als sehr wahrscheinlich bezeichnen, daß sie in der That nur die innere festere, völlig zellenlose Schicht desselben ist.

Das corticale Bindegewebe setzt sich aber auch dorsal von der Chorda fort und umgiebt das Neuralrohr mit einem nur von den Austrittsstellen der spinalen Nerven durchbrochenen, sonst jedoch gänzlich geschlossenen Gewölbe (Fig. 169a). Wir haben in ihm eine Bogenbildung vor uns, die zwar noch völlig membranös ist, aber dennoch als Vorläuferin der als obere Bögen der Cranioten-Wirbel-

säule bezeichneten Skelettstücke angesehen werden muß. Die Bögen sitzen mit verbreiterter Basis der Chorda auf, wobei es erwähnenswert ist, daß auch die „Faserscheide“ der Chorda eine Menge Fasern in sie hineinsendet und damit ebenfalls ihren genetischen Zusammenhang mit dem corticalen Bindegewebe anzeigt.

In ganz ähnlicher Weise gehen auch ventralwärts häutige Lamellen ab, die als untere Bögen bezeichnet werden (Fig. 169 a).

Oberhalb des Rückenmarkes wird von den sich dort vereinigenden häutigen oberen Bögen der rechten und linken Seite noch ein besonderer Raum (Dachraum, GOETTE) gebildet, ausgefüllt mit einer mächtigen Lage Bindegewebes. KLAATSCH setzt dasselbe, obgleich es nur geringe und auch nicht longitudinal verlaufende Fasern enthält, dem Ligamentum longitudinale superius (KLAATSCH) der Fischwirbelsäule gleich, mit dem es dieselbe Lage teilt.

Außerdem kommen als weitere Differenzierungen des corticalen Bindegewebes noch zwei longitudinale platte Stränge vor, das Lig. longitudinale dorsale inferius (KLAATSCH), unmittelbar unterhalb des Rückenmarkes der Chorda und ihrer „Faserscheide“ aufliegend — und das Lig. longitudinale ventrale (KLAATSCH), an der ventralen Seite der Chorda und ihrer bindegewebigen Scheide verlaufend, die bei anderen niederen Wirbeltieren ebenfalls gefunden werden.

Eine Gliederung des ganzen Achsenskelettes wird, abgesehen von dem Austritt der Spinalnerven, namentlich dadurch verursacht, daß die Myosepten, d. h. die bindegewebigen Scheidewände zwischen den aus den Ursegmenten stammenden Muskeln, den Myomeren, in metamerer Reihenfolge seitlich an das obere und untere Bogensystem herantreten und sich mit ihnen vereinigen. Durch sie wird nicht nur eine Verstärkung der stützenden Funktionen der membranösen Wirbelsäule hervorgerufen, sondern vor allem auch die höchst notwendige Wechselbeziehung zwischen der Chorda und der peripher davon liegenden Muskulatur ermöglicht; jedes Myoseptum dient zur Befestigung sowie gleichzeitig auch als Insertionsstelle der einzelnen Muskelabschnitte und leitet somit deren Wirkung auf das axiale Skelett über.

Das alles ist auch von Bedeutung, für das Verständnis der Wirbelsäule der Cranioten, deren Bau darin denselben Prinzipien folgt, wenngleich der häutige Zustand des Achsenskelettes, der bei Amphioxus dauernd ist, bei den meisten von ihnen nur eine zwar längere oder kürzere Zeit währende, jedoch vorübergehende Entwickelungsphase darstellt.

Cyclostomen.

Wichtigste Litteratur: J. MÜLLER 1834; C. GEGENBAUR 1867 und 1870; W. MÜLLER 1871; GOETTE 1878; A. SCHNEIDER 1879; W. B. SCOTT 1882; LWOFF 1887; KLAATSCH 1893; HASSE 1894; RETZIUS 1895; v. EBNER 1895 und 1897; GADOW und ABBOTT 1896.

Unter allen Vertebraten sind es die Cyclostomen, bei denen das „häutige“ Achsenskelett nicht nur die höchste Ausbildung erfährt, sondern seine Bedeutung auch während des ganzen Lebens behält. Treten zwar bei den Petromyzonten bereits auch kleine knorpelige Skelettstücke auf, so bleibt deren Einfluß doch noch ein recht untergeordneter.

Namentlich ist es die Chorda mit ihren Scheiden, welche

dauernd eine dominierende Stellung einnimmt und sie auch selbst in den spätesten Stadien nicht zu Gunsten anderer außerhalb von ihr entstandenen Skelettelemente verliert.

In frühester Zeit wird sie aus soliden Zellen zusammengesetzt, deren Protoplasma noch dicht mit Dotterpartikelchen erfüllt ist, welche die Zellgrenzen undeutlich machen. Auf Schnitten läßt es sich ersehen, daß die Zahl der sie im Querschnitt zusammensetzenden Zellen jedenfalls eine recht geringe ist, ja daß sie sehr wahrscheinlich sogar scheibenförmig in einfacher Reihe hintereinander gelagert sind (Fig. 171a).

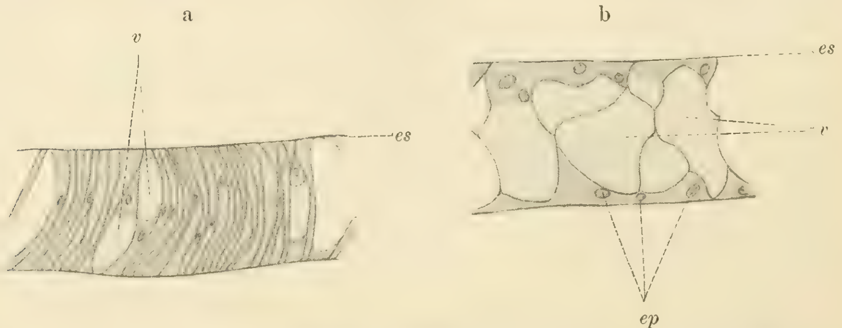


Fig. 171 a und b. Zwei sagittale Längsschnitte durch die Chorda eines sehr jungen (Fig. 171 a) und eines etwas älteren (Fig. 171 b) Ammocoetes bei 990-maliger Vergrößerung, nach A. Albrecht. *es* elastische Scheide. *v* die innerhalb der Chordazellen auftretenden Vakuolen. *ep* (Fig. 171 b) die in Bildung begriffene protoplasmatische Rindenschicht (Chordaepithel).

Sehr bald treten Vakuolen auf (Fig. 171 a und b), die rasch an Zahl zunehmen und dann das gesamte Lumen der Chorda mit Ausnahme ihrer äußersten peripheren Schicht erfüllen. Der Vorgang der Vakuolisierung selbst dürfte nicht verschieden sein von dem, was man auch bei anderen Fischen darüber beobachtet hat (man möge das bei den Holocephalen, Teleostiern etc. darüber Mitgeteilte vergleichen). Die Wand der einzelnen „Chordazellen" oder, richtiger gesagt, der Vakuolen ist nicht als eine Zellmembran, sondern als eine dünne Schicht stark verdichteten Protoplasmas aufzufassen (Studnicka 1900).

Als Endresultat haben wir ein Chordagewebe vor uns, das aus überaus zahlreichen großen, blasigen, mit Flüssigkeit erfüllten Gebilden besteht und als Chordagallerte bezeichnet wird. Es ist, abgesehen von geringen Unterschieden, charakteristisch für sämtliche Cranioten, weicht aber in seinem Aufbau beträchtlich ab von der vakuolisierten Chorda des Amphioxus mit ihren typischen transversalen Platten.

Klaatsch (1893) glaubt allerdings, daß die Vakuolenwände ganz junger (6 mm langer) Ammocöten eine auffallende Aehnlichkeit mit den Chordaplatten des Amphioxus aufweisen; v. Ebner (1895) betont demgegenüber aber, daß bereits von vornherein die Cyclostomenchorda nicht aus transversal durchgehenden Vakuolen, sondern aus solchen besteht, die rings um die Achse der Chorda in radialer Anordnung symmetrisch gruppiert sind (Fig. 172).

An ihrer Peripherie wird die Chordagallerte von einer kernreichen, nicht vakuolisierten Protoplasmamasse (protoplasmatische Rindenschicht Goette's) umgeben (Fig. 171 b), in der sich später

richtige, cylinderförmige Zellen nach den Untersuchungen LEYDIG's und GEGENBAUR's nachweisen lassen, und die daher seit GEGENBAUR (1867) gewöhnlich Chordaepithel genannt wird, obgleich sie wohl besser als epitheliomorphe Schicht (GRASSI) zu bezeichnen wäre.

In der Mitte der Chorda entwickelt sich bei älteren Larven — bei jüngeren findet er sich noch nicht — der sogenannte Chordastrang (in Fig. 172a eben erst angedeutet). Auch er wird aus

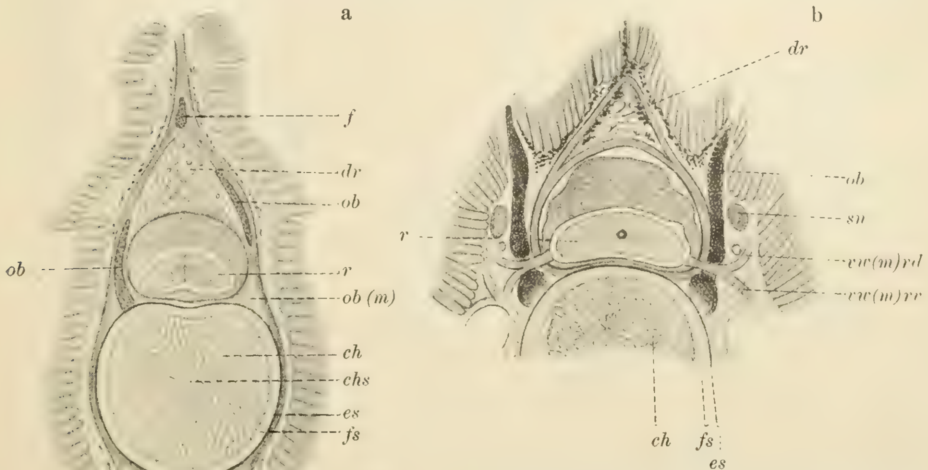


Fig. 172 a u. b. Zwei Querschnitte durch die vordere Schwanzgegend (Fig. 172 a) und durch die Kiemengegend von Petromyzon Planeri nach GOETTE. *ch* Chorda. *chs* Chordastrang. *es* elastische, *fs* Faserschicht der Chordascheide. *ob(m)* obere, *ub (m)* untere (membranöse) Bögen. *ob* obere knorpelige Bögen. *r* Rückenmark. *dr* Dachraum. *vw(m)rd* Ramus dorsalis des motorischen Spinalnerven. *vw(m)rv* Ramus ventralis des motorischen Spinalnerven. *sn* Seitennerv. *a* die im Kaudalkanal liegende Arterie. *v* Vene. *f* Flossenknorpel.

Vakuolen gebildet, die jedoch kleiner sind und bedeutend dickere Wände besitzen als die übrigen und außerdem nicht wie diese in radialer, sondern in axialer Richtung verlängert sind.

Das ganze Chordagewebe wird rings herum umhüllt von der Chordascheide. Bei älteren Tieren kann man an dieser mit Leichtigkeit eine dünne äußere und eine dicke innere Lage unterscheiden (Fig. 172 a, b). Nach ihren histologischen Eigenschaften wird in neuerer Zeit von einer Reihe Autoren (v. EBNER u. A.), denen auch wir uns anschließen wollen, die erstere derselben als elastische Scheide, die innere als Faserscheide bezeichnet. Durch die Arbeiten der letzten Jahre hat es sich übrigens herausgestellt, daß eine derartige Zweiteilung für die Chordascheide wohl aller niederen Wirbeltiere bis hinauf zu den Amnioten charakteristisch ist, abgesehen von manchen dabei auftretenden Modifikationen, und daß es auch trotz der ganz heillosen in der Auffassung und in der Nomenklatur der Scheiden herrschenden Verwirrung möglich ist, die homo-

logen Verhältnisse derselben bei den verschiedenen Vertretern durchzuführen, wie wir es im Verlauf dieser Abhandlung noch sehen werden.

Ueber die Entwickelung der Chordascheide hat zuerst Hasse (1893) Untersuchungen angestellt und dabei die wichtige Beobachtung gemacht, daß sowohl die elastische Scheide (Cuticula chordae Hasse) als auch die Faserscheide Abkömmlinge der Chorda selbst sind. Bei 5—8 mm langen Larven von Petromyzon fluviatilis ist nur die erstere von ihnen vorhanden (Fig. 173 a),

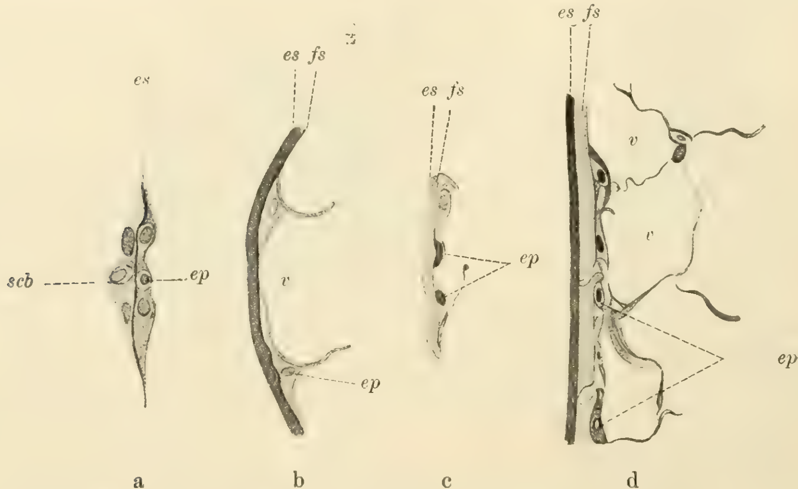


Fig. 173 a, b, c, d. Stück eines Horizontalschnittes durch die Chordascheide eines 8 mm langen Ammocoetes (Fig. 173 a), eines Querschnittes von einem 10 mm langen (Fig. 173 b), eines Querschnittes von einem 19 mm langen (Fig. 173 c) und eines Horizontalschnittes von einem 45 mm langen nach Hasse. *es* elastische Chordascheide (Cuticula chordae Hasse). *fs* Faserschicht der Chordascheide. *v* Vakuolen der Chordazellen. *ep* Rindenschicht der Chorda (Chordaepithel). *scb* skeletoblastisches, perichordales Bindegewebe.

während bereits bei 10 mm großen Tieren zwischen ihr und dem Chordaepithel eine zweite Schicht, die Faserscheide, aufgetreten ist, die sich durch ihre starke Tingierbarkeit scharf von der äußeren elastischen mit ihrem charakteristischen Glanz abhebt (Fig. 173 b). Im weiteren Verlauf der Entwickelung nimmt sie an Dicke zu, so daß sie bei 19 mm großen Ammocöten schon ebenso mächtig ist wie die elastische (Fig. 173 c), sie später darin aber um das Vielfache übertrifft. Mit diesem Wachstum geht offenbar der Entwickelungszustand der epitheliomorphen Rindenschicht Hand in Hand. Anfangs bei noch gar nicht oder nur eben erst begonnener Vakuolisation der Chordazellen ist sie überhaupt noch nicht ausgebildet. Die jetzt bereits vorhandene elastische Scheide muß daher als Abscheidungsprodukt der protoplasmatischen noch nicht vakuolisierten Chordazellen angesehen werden; dieses Stadium in der Entwickelung der Chorda der Cyclostomen — und auch anderer Wirbeltiere — könnte als Amphioxusstadium (Klaatsch) bezeichnet werden. Bildet sich nun die Rindenschicht aus, so beginnt durch sie die Entstehung der Faserscheide sich einzuleiten, deren Höhepunkt im Wachstum erreicht wird, sobald

das Zellenmaterial an der Peripherie des Chordagewebes so reichhaltig ist und derart angeordnet erscheint, daß man mit gewissem Recht von einem „Chordaepithel" sprechen kann.

Das sind etwa auch die Anschauungen von KLAATSCH und v. EBNER, die ebenfalls die Entwickelung der Chordascheiden bei den Cyclostomen untersuchten und die Resultate HASSE's bestätigten, namentlich auch durch ihre Beobachtungen zeigen konnten, daß bei dem anfangs noch gänzlichen Fehlen perichordaler Elemente, die als Matrix der elastischen Scheide etwa in Betracht kommen könnten, diese Hülle ohne Zweifel nur von der Chorda selbst geliefert werde.

Durch die eben genannten Autoren wurde auch endgültig ein richtiger Vergleich der Cyclostomen-Chordascheide mit denen anderer Wirbeltiere durchgeführt. Ein solcher war HASSE leider nicht gelungen; im Gegenteil sind seine Angaben über diesen Punkt geeignet, Verwirrung hervorzurufen. Andererseits hatte bereits A. SCHNEIDER (1879) sehr richtig erkannt, daß die Chordascheide von Petromyzon sich ebenso verhält wie die der Ganoiden (Stör), der Teleostier (Hecht) und des Frosches.

KLAATSCH (1895) war es auch, der wegen der zeitlichen Aufeinanderfolge in der Entwickelung der beiden Schichten der Chordascheide die elastische die primäre, die fibrilläre oder Faserschicht die sekundäre nannte und außerdem den berechtigten Vorschlag machte, die erstere derselben nicht als Elastica externa, wie es vor ihm stets üblich war, zu bezeichnen, sondern nur als Elastica, da im Gegensatz zu ihr eine Elastica interna (v. KÖLLIKER) entweder überhaupt nicht vorkommt, oder nur eine nachträgliche Veränderung der innersten Lage der fibrillären oder sekundären Scheide darstellt.

Eine ganze Reihe von Beobachtern hatte übrigens das Vorkommen von Kernen innerhalb der Faserscheide behauptet (PÉRÉPELKINE 1878, LWOFF 1887, BUJOR 1891, C. VOGT u. E. JUNG — Lehrbuch — 1894). v. EBNER (1895) konnte endgiltig nachweisen, daß dies ein Irrtum wäre, da zu keiner Zeit derartige Elemente sich dort vorfänden.

v. EBNER verdanken wir auch wertvolle Mitteilungen über die Weiterentwickelung der Faserscheide und ihren Bau im ausgebildeten Zustand. Es lassen sich in ihr drei verschiedene Schichten unterscheiden — was bereits durch G. RETZIUS (1895) festgestellt worden war — von denen zuerst die äußere, dann die mittlere und zuletzt die innerste angelegt wird. Die zuerst sich bildende Schicht besteht anfangs aus rein cirkulär verlaufenden Fasern, später jedoch treten kompliziertere Verhältnisse auf, da die Fibrillenbündel in den verschiedenen Schichten auch eine verschiedene Anordnung aufweisen. Bei Myxine ist der Verlauf der Fasern derart, daß die der äußeren und inneren Schicht eine gleiche Richtung besitzen, die der mittleren sich mit den beiden anderen aber kreuzen. Gleichzeitig sind die beiden ersteren Systeme derart in Wellenbiegungen um die Chorda herumgelegt, daß sie in der dorsalen und ventralen Mittellinie eine kranialwärts offene Konkavität, an jeder Seite aber eine kranialwärts gerichtete Konvexität zeigen. Da die Umbiegungsstellen der Fasern für die drei Schichten zusammenfallen, so erscheinen sie wie vier längsverlaufende Nähte der Chordascheide, deren es eine dorsale, eine ventrale und zwei seitliche giebt. Diese Nähte sind demnach nur Linien, in denen der Verlauf der Fasern in allen

drei Schichten gleichgerichtet (transversal) ist, ein Uebergang von Fasern einer Schicht in die andere findet an ihnen aber nicht statt. Im Schwanz von Myxine geht die innere Schicht verloren, auch die mittlere wird sehr dünn und ihre Fasern nehmen einen cirkulären Verlauf an. — Bei den Petromyzonten ist der Bau der Faserscheide im Prinzip derselbe wie bei Myxine, doch treten bei ihnen noch einige Komplikationen auf, deren nähere Schilderung hier jedoch zu weit führen würde; dagegen ist aber noch darauf hinzuweisen, daß bei Petromyzon marinus in der innersten und äußersten Schicht auch kurze elastische Fasern vorkommen.

Das Studium der Faserscheide der Cyclostomen erwies sich auch geeignet, der Frage nach der Bildung und dem Wachstum der sie zusammensetzenden Fibrillen näher zu treten. Diese unterscheiden sich kaum von anderen typischen Bindegewebsfibrillen. Sie sind zweifellos leimgebender Natur (Joh. Müller, Pérépelkine, Schneider, Lwoff, v. Ebner). Ihre Entstehung erfolgt jedenfalls nicht mit Hilfe von Chordaepithelzellen, die dabei etwa feinste Fortsätze weit in die Faserscheide hinein erstrecken (wie es Hasse bei den Ganoiden annimmt) und läßt sich überhaupt nicht auf eine direkte Umwandlung des Protoplasmas zurückführen; sie findet vielmehr auf indirekte Weise in einer von Zellen abgeschiedenen Grundsubstanz statt (v. Kölliker, v. Ebner etc.). Die Zellen liefern (v. Ebner) die kollagene Substanz, die aber erst sekundär, unter dem Einfluß orientierter Spannungen fibrillär wird. Die fibrilläre Differenzierung ist die unmittelbare Folge eines rein mechanischen Vorganges, nämlich des Zuges oder des Druckes, unter dem die leimgebende Masse steht, und findet auch sofort in ganz bestimmter Richtung statt, die den herrschenden Spannungsverhältnissen entspricht. Das weitere Wachstum der einmal gebildeten Fibrillen geht durch Intussusception neuer leimgebender Substanz zwischen die alte vor sich.

Bezüglich der Elastica sei endlich noch erwähnt, daß sie anfangs eine dünne, homogene Membran darstellt; erst später wird sie quergefasert, und auch dann erst treten zahlreiche runde und unregelmäßig verteilte Löcher (Kölliker 1860) in ihr auf.

Myxine macht davon jedoch eine Ausnahme; ihre Elastica behält ihren primitiven Zustand und wird nie durchlöchert, wie sie sich auch immer nur aus einer Lamelle zusammensetzt. Bei den Petromyzonten dagegen finden sich bemerkenswerterweise in späteren Stadien deren zwei (v. Ebner). Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese zweite Schicht der elastischen Chordascheide vom perichordalen Bindegewebe herstammt, zu dessen Betrachtung wir uns jetzt wenden wollen.

In ganz jungen Embryonalstadien fehlt dasselbe vollständig. Wir finden dann unmittelbar dorsal von der mit ihrer primären Scheide versehenen Chorda das Medullarrohr und lateral von diesen beiden Organen die rechte und die linke Reihe der Ursegmente, die von kubischer Gestalt sind und eine nur von einer einzigen Schicht cylindrischer Zellen umgebene Höhle besitzen. Indem an dieser Stelle auf eine nähere Schilderung der Ursegmente und ihrer Differenzierungen verzichtet wird unter Hinweis auf die darüber bei den übrigen Cranioten, namentlich den Holocephalen, gemachten Angaben, sei nur erwähnt, daß (nach W. B. Scott 1882) von der inneren und unteren Ecke jedes Ursegmentes je ein kleiner Fortsatz nach der

Chorda hin geschickt wird. Jene Fortsätze drängen sich zwischen die Chorda und das Darmrohr und bilden dort eine vollständige Brücke von Mesodermzellen. Diese vermehren sich allmählich und umgeben die Chorda, wobei sie anfangs dieselbe Segmentierung aufweisen wie die Ursegmente selbst. Später verschmelzen die einzelnen auf diese Weise gebildeten Abteilungen (Sklerotome) miteinander und stellen eine zusammenhängende Schicht perichordalen Bindegewebes rings um die Chorda dar (die äußere — skelettbildende — Scheide der älteren Autoren MECKEL, RATHKE u. A.), das im Zusammenhang steht mit den Bindegewebszügen (Myosepten) zwischen den einzelnen Muskelabschnitten, den Myomeren (Fig. 174a u. b). Jene Vorgänge sind fast dieselben wie bei den Elasmobranchiern, nur daß sie bei den Cyclostomen (Petromyzon) sich sowohl in späterer Zeit als auch langsamer abspielen als bei diesen.

USSOW (1900) ist übrigens (mit GOETTE), gestützt auf Beobachtungen an Ammocöten, geneigt, ein Wachstum des mesenchymatösen Gewebes in späterer Zeit durch Blutkörperchen, welche aus ihren Gefäßen auswandern, anzunehmen.

Die mehr medialwärts gelegenen strafferen, fibrösen Teile des perichordalen Bindegewebes kann man als Skelettschicht (JOH. MÜLLER) oder skeletogene (GEGENBAUR) oder skeletoblastische Schicht (KLAATSCH) von seinen lateralen, lockeren und netzförmigen Partieen untscheiden. Ersteres ist hauptsächlich in je zwei dorsalen und ventralen der Chordascheide aufsitzenden Längsleisten angesammelt; es umwächst von hier aus einerseits gewölbeartig das Rückenmark und bildet andererseits ventrale sich in die Leibeshöhlenwand fortsetzende Bögen, die im Rumpf seitlich der Aorta und den Kardinalvenen liegen, im Schwanze sich aber ebenfalls vereinigen und die Gefäße demnach völlig umgeben (Fig. 172a).

Die oberen Bögen umschließen übrigens nicht allein das Rückenmark, sondern dorsal von diesem auch einen ungefähr dreieckigen bereits von MECKEL und STANNIUS erwähnten Raum, den Dachraum (GOETTE) der mit einem eigentümlichen, aus großen, fettführenden Zellen zusammengesetzten Gewebe erfüllt ist, welches bezüglich seiner Lage mit dem, bereits bei Amphioxus erwähnten und auch bei den meisten Fischen vorkommenden oberen Längsband (Lig. longitudinale dorsale superius KLAATSCH) übereinstimmt (Fig. 172). Obere Bögen und im Schwanz auch die unteren gehen unmittelbar in das sagittale Längsseptum über, während sich die transversalen Myosepten in metamerer Reihenfolge seitlich den Bogenbildungen und den die Chordascheide bedeckenden skeletogenen Gewebe anfügen.

So besitzen denn die Cyclostomen ein ausgesprochenes häutiges oder membranöses Achsenskelett und behalten es in der Unterabteilung der Myxinoiden auch während des ganzen Lebens. Bei den Petromyzonten kommt jedoch, wenn auch erst in späteren Entwickelungsstadien, ein neues Element hinzu, nämlich Knorpel, der innerhalb der skeletoblastischen Schicht entsteht und in Gestalt von schwachen Spangen den membranösen oberen Bögen eingelagert ist (Fig. 172). Hiermit haben wir die ersten, wenn auch geringfügigen Anfänge eines festen, knorpeligen Achsenskelettes, die Vorläufer einer wirklichen „Wirbelsäule“ vor uns. Diese knorpeligen oberen Bögen waren zum Teil bereits RATHKE, selbst sogar CUVIER (1815) bekannt; nähere Angaben bringen jedoch erst

Goette (1878) und namentlich Schneider (1879) über sie. Aus ihnen ergiebt sich, daß in jedem Körpersegment, was auch schon J. Müller erwähnt, zwei Paar Knorpelstücke vorkommen, die jedoch in den verschiedenen Körperregionen nicht dieselbe Lage aufweisen und verschiedenen Wert besitzen.

Bei der weiteren Betrachtung dieser Verhältnisse folgen wir neuen Untersuchungen (Schauinsland) an jungen Exemplaren von Petromyzon fluviatilis (Fig. 174 und 175). Am besten entwickelt sind die oberen knorpeligen Bögen in der hinteren Rumpf- und vorderen Schwanzregion. Sie sind dort nicht nur mindestens doppelt so lang wie in der vorderen Rumpf- oder Kiemenpartie, sondern besitzen auch eine meist regelmäßige, spangenartige Gestalt und deuten darauf hin, daß sie wirklich bereits eine stützende und schützende Funktion besitzen, während es bei den vorderen fast den Anschein hat, als lägen hier keine ursprünglichen Verhältnisse mehr vor.

Um über die Lage der Skelettstücke Rechenschaft zu geben, ist es notwendig, einige feste Punkte innerhalb eines Körpersegmentes zu bestimmen. Dazu eignen sich zunächst die transversalen Myosepten (Fig. 174a), dann aber auch die intersegmentalen Blutgefäße, die dort, wo die Septen auf das skeletoblastische Gewebe münden, an dem vorderen Ende jedes Myomers liegen. Deutlich erkennbar ist von ihnen stets die große Vene, oft aber auch die vor dieser gelegene Arterie. Innerhalb eines solchen durch je zwei dieser Gefäße oder auch Myosepten bestimmten Segmentes befinden sich zur weiteren Orientierung auch die Spinalnerven. Diese besitzen noch, ebenso wie Amphioxus, die sehr bemerkenswerte Eigentümlichkeit, daß ihre Wurzeln von dem sehr abgeplatteten Rückenmark nicht nur in verschiedener Höhe — ventral die motorische, dorsal die sensible — entspringen, sondern auch in kranial-kaudaler Richtung weit voneinander entfernt liegen. Ja bei den Petromyzonten läuft die motorische und die, an einem Ganglion kenntliche sensible Wurzel, wie es Freud (1877), Goette (1878) und v. Jhering (1878) erkannten, sogar dauernd nebeneinander hin, so daß zwei getrennte Spinalnerven vorhanden sind. Bei den Myxinoiden vereinigt sich dagegen der motorische und sensible Nervenstamm nach längerem gesonderten Verlauf seitlich der Chorda in ähnlicher Weise, wie es bei den Holocephalen der Fall ist, doch befinden sich auch hier die Abgangsstellen der beiden Nervenwurzeln vom Rückenmark immer noch in beträchtlicher Entfernung voneinander.

Hervorzuheben ist es dabei noch, daß innerhalb eines Segmentes der motorische Nerv vor dem sensiblen liegt und nicht etwa umgekehrt. Kranial-kaudalwärts fortschreitend, trifft man hinter dem Intersegmentalgefäß also zunächst die ventrale, dann die dorsale Wurzel und endlich das nächstfolgende Gefäß (Fig. 174a). Die Lage des sensiblen Nerven zu der nächsten Vene kann bei den Cyclostomen, wenigstens in den älteren daraufhin untersuchten Stadien, etwas veränderlich sein, namentlich in den vorderen Rumpfpartieen, wo der Nerv sich bisweilen mit dem Gefäß in derselben Richtung, hin und wieder sogar kaudal von ihm vorfindet.

Der motorische Nerv gabelt sich übrigens bald nach seinem Durchtritt durch die skeletoblastische Schicht in einen ventralen und einen dorsalen Ast (Fig. 172b und 175).

Die knorpeligen Bogenstücke sind nun derart verteilt

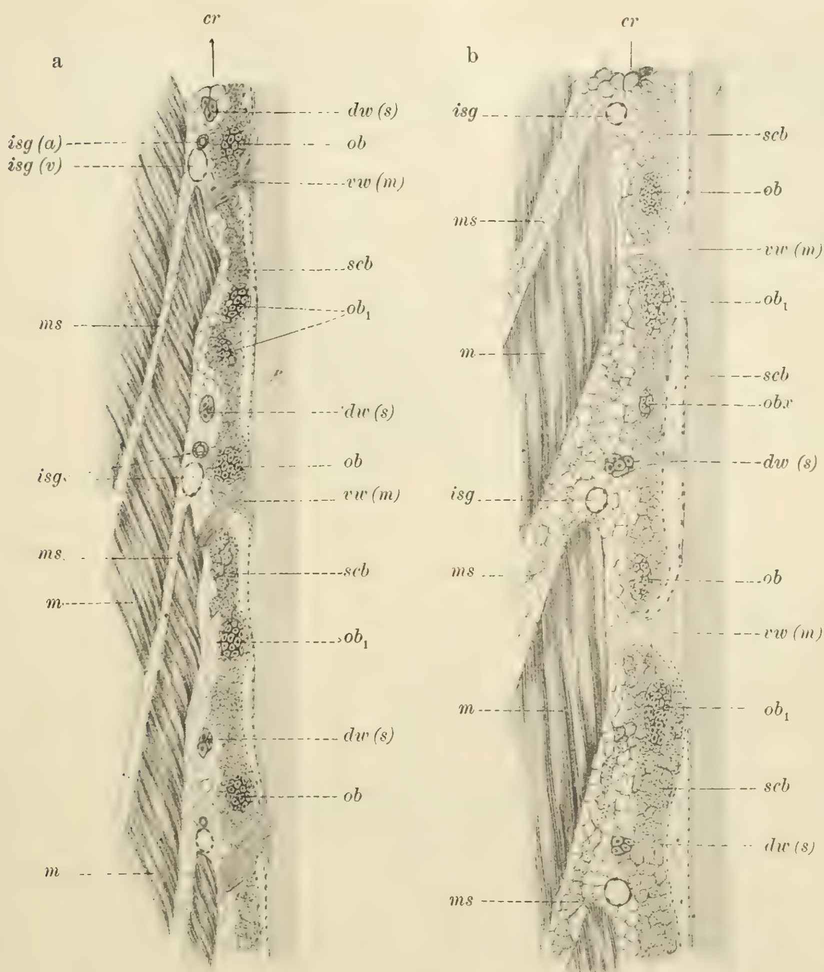


Fig. 174 a und b. Die linken Hälften zweier horizontalen Längsschnitte durch die Wirbelsäule eines 95 mm langen Petromyzon fluviatilis bei 60-maliger (Fig. 174 a und 52 maliger Vergrößerung (Fig. 174 b). Die Schnitte sind in der Höhe des Rückenmarkes geführt und haben die motorischen Nervenwurzeln getroffen. Fig. 174 a stellt einen Schnitt aus dem Uebergang zwischen Rumpf und Schwanz, Fig. 174 b einen solchen aus der Gegend des Kiemenkorbes dar. Der Pfeil zeigt kranialwärts *(cr)*. *R* Rückenmark. *m* Myomeren, die einen — namentlich im Schwanz sehr ausgesprochenen kranial-kaudalen Verlauf nehmen. *ms* die zwischen den einzelnen Myomeren gelegenen transversalen Myosepten. Man beachte deren Schmalheit in der Schwanzgegend und deren Breite — unter Berücksichtigung der in Fig. 174 b angewendeten schwächeren Vergrößerung — im vorderen Rumpf. *isg* Intersegmentalgefäße. In Fig. 174 a ist von diesen sowohl die intersegmentale Vene als auch die kranial von ihr gelegene kleinere Arterie gezeichnet. *vw (m)* die ventrale, motorische Nervenwurzel. *dw (s)* die dorsale, sensible Nervenwurzel bezw. deren gangliöse Anschwellung. *scb* skeletoblastisches Bindegewebe (membranöse oder häutige Wirbelsäule), überall im Zusammenhang mit dem peripher davon gelegenen, mehr lockeren Bindegewebe und namentlich auch mit den medial breit auslaufenden Myosepten. *ob* und *ob*$_1$ knorpelige obere Bögen, und zwar liegt von diesen *ob* kranial von der ventralen Nervenwurzel und im Schwanz auch kranial von den Intersegmentalgefäßen (also in einem zwischen je zwei Gefäßen befindlichen Segment kaudal) *ob*$_1$ liegt zwischen der ventralen und dorsalen Nervenwurzel, kaudal von der ersteren, kranial von der letzteren. *obx* ein drittes, im vorderen Teil des Rumpfes noch vorkommendes Knorpelstück zwischen *ob*$_1$ und der dorsalen Nervenwurzel.

daß immer je eins derselben zwischen der dorsalen und ventralen Nervenwurzel gelegen ist (Fig. 174 und 175); dabei befindet sich das zwischen der ventralen und der nächstfolgenden dorsalen gelegene stets kranial von dem folgenden Intersegmentalgefäß, das zwischen der ventralen und der vorhergehenden

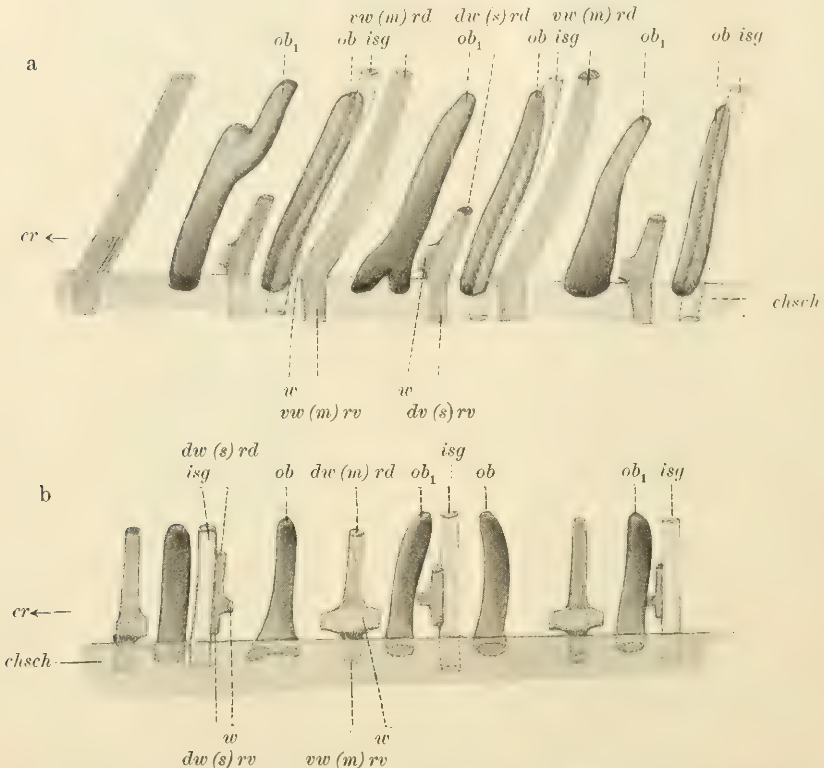


Fig. 175 a und b. Abbildungen zweier Wachsplattenmodelle der knorpeligen oberen Bögen sowie der intersegmentalen Gefäße und spinalen Nerven von einem 95 mm langen Petromyzon fluviatilis bei 60-facher Vergrößerung. Fig. 175 a stellt eine Partie der Wirbelsäule vom Uebergang zwischen Rumpf und Schwanz dar, und zwar von der linken Seite und von außen gesehen, Fig. 175 b die rechte von innen gesehene Seite eines Wirbelsäulenstückes aus dem vorderen Teil des Rumpfes (hinter dem Kiemenkorb). Der Pfeil *(cr)* zeigt kranialwärts. Man beachte die bedeutend mächtigere Ausbildung der Wirbelbögen im kaudalen Stück (Fig. 175 a). *chsch* Chordascheide, der die Knorpelbögen aufsitzen. *isg* intersegmentale Gefäße (Venen). *vw (m) rd* Ramus dorsalis des ventralen, motorischen Spinalnerven. *vw (m) rv* Ramus ventralis des ventralen, motorischen Spinalnerven. *dw (s) rd* Ramus dorsalis des dorsalen, sensiblen Spinalnerven. *dw (s) rv* Ramus ventralis des dorsalen, sensiblen Spinalnerven. *w* die aus dem Rückenmark abtretenden Wurzeln der Spinalnerven. *ob* Knorpelbogen kaudal vom sensiblen Nerven und kranial vom motorischen (des nächstfolgenden Segmentes) liegend. Im hinteren Rumpfabschnitt und im Schwanz befindet er sich außerdem auch immer etwas kranial von dem darauffolgenden Intersegmentalgefäße (Fig. 175 a). Dieses Knorpelstück entspricht dem bei den Elasmobranchiern, Ganoiden etc. von uns als kaudal bezeichneten Bogen. ob_1 kaudal vom motorischen und kranial vom sensiblen Nerven gelegenes Bogenstück; es entspricht dem von uns bei den anderen Wirbeltieren als kranial bezeichneten Bogen. In einem durch je zwei Segmentalgefäße abgegrenzten Segment des hinteren Rumpfes oder vorderen Schwanzes (Fig. 175 a) liegt demnach zunächst der motorische Nerv, dann das kraniale Bogenstück, darauf der sensible Nerv und endlich der kaudale Knorpelbogen.

dorsalen im hinteren Teil des Rumpfes und im vorderen Schwanzabschnitt meistens etwas kaudal von dem vorhergehenden Gefäß. Die Lage der in Frage kommenden Elemente ist somit innerhalb eines Segmentes, kranial-kaudalwärts aufgezählt, folgende (Fig. 174a und 175a): 1) Intersegmentalgefäß, 2) ventraler — motorischer — Nerv, 3) Knorpelbogen, 4) dorsaler — sensibler — Nerv, 5) Knorpelbogen, 6) Intersegmentalgefäß. Daraufhin ist man berechtigt, das erste der beiden Knorpelstücke als kraniales (ob_1), das zweite als kaudales (ob) zu bezeichnen. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß das letztere derselben (welches, um es nochmals zu wiederholen, kranial von dem nächstfolgenden motorischen Nerven und kaudal von dem vorhergehenden Gefäß liegt), dem Bogenstück entspricht, welches auch bei den übrigen Vertebraten dieselbe Lage besitzt und im Laufe dieser Abhandlung stets als kaudal bezeichnet werden wird. Dieses ist fürderhin bestimmt, eine Hauptrolle bei dem Aufbau der knorpeligen oder knöchernen Wirbelsäule zu übernehmen, während das zweite Bogenstück, das kraniale, oft rückgebildet wird oder ganz verschwindet.

In den vorderen Rumpfpartieen wird das Verhalten der Knorpelstücke zu den intersegmentalen Gefäßen ein anderes. Hier rückt das vor dem motorischen Nerven gelegene Stück oft hinter das Gefäß, so daß es nun in dem Segment eine kraniale Lage einzunehmen scheint (und dementsprechend das vorher kranial genannte eine kaudale) (Fig. 174b und 175b). Dieser Zustand ist wahrscheinlich aber kein ursprünglicher. Er läßt sich schon daraus erklären, daß an diesen Stellen die Myosepten nicht als schmale distinkte Streifen erscheinen, sondern als breite, sich medialwärts kegelförmig erweiternde Bindegewebsmassen, und daß keine bestimmten Faserzüge vorhanden sind, die sich an die Bogenknorpel anheften — wie es bei den höheren Vertebraten der Fall ist — und sie an einer bestimmten Stelle gleichsam festhalten, so daß sie innerhalb der membranösen Wirbelsäule daher leicht ihre Stellung verändern können. Sie verwachsen auch miteinander zu einem Stück, in welchem Fall dann noch ein kleines neues Knorpelstückchen hinzutreten kann (x in Fig. 174b), wie es in der Kiemengegend zu beobachten ist. Oft nehmen die Knorpel auch ganz bizarre Formen an oder lösen sich in mehrere kleine, ganz unregelmäßige Teilstückchen auf, während andererseits in einzelnen Segmenten hinter der Kiemengegend häufig einer, nicht selten aber auch alle beiden Bögen fehlen. Hier schließen sich die Knorpelstücke (nach Goette und Schneider) auch nicht genau dem membranösen Bogengewölbe an, sondern divergieren von ihm (Fig. 172b). Alles dieses, im Zusammenhang mit ihrer gegenüber der Masse des membranösen Skelettes verschwindenden Größe, ist wohl ein Zeichen, daß ihre Funktion nur eine sehr untergeordnete sein kann.

Eine Ausnahme hiervon machen jedoch einige der dicht hinter dem Schädel gelegenen Stücke (z. B. das 4. und 5. bei einem alten Petromyzon fluviatilis), denn diese umwachsen ventralwärts fast die gesamte Chorda und bilden also hier thatsächlich bereits eine Art knorpeligen von den oberen Bögen erzeugten Wirbelkörper, an dem sogar laterale, den Rippen vergleichbare Seitenfortsätze erkennbar sind (Schauinsland).

Am Schwanzende verschmelzen die Bogenstücke zu einer Knorpelplatte von recht unregelmäßiger Gestalt; sie wird von

ebenfalls sehr unregelmäßigen Löchern durchbohrt zum Durchtritt der Spinalnerven und ist dorsal mit den im Flossensaum liegenden sogenannten „Proc. spinosi" (SCHNEIDER) verwachsen. Derartige „Dornfortsätze" finden sich auch in den vorderen Körperpartieen, und zwar je vier in jedem Segment oberhalb des Wirbelkanals (Fig. 172a *f*), ohne dort aber mit den Bogenstücken in Verbindung zu treten (A. SCHNEIDER). Außer jener dorsalen Knorpelplatte kommt im Schwanzende auch eine ähnlich gestaltete, und ebenfalls mit den Flossenknorpeln zusammenhängende ventrale Leiste vor, die vielleicht als aus unteren Bogenknorpeln entstanden anzusehen ist (SCHNEIDER).

Holocephalen.

Hauptsächlichste Litteratur: J. MÜLLER 1834; LEYDIG 1851; C. GEGENBAUR 1867; HUBRECHT 1876; GOETTE 1878; HASSE 1882; KLAATSCH 1893; GADOW u. ABBOTT 1895.

Während durch die oben genannten Autoren der Bau der Wirbelsäule bei den erwachsenen Tieren bekannt wurde, ist ihre Entwickelung bis jetzt erst nur von SCHAUINSLAND und zwar bei Callorhynchus studiert worden. Die Kenntnis derselben ist um so wichtiger, als die Holocephalen einerseits noch auf einer ziemlich niederen Entwickelungsstufe beharren, andererseits aber doch bereits eine Menge von Merkmalen aufweisen, die wohl geeignet sind, das Verständnis der Organisationsverhältnisse der höheren Formen zu fördern, da sie den Entwickelungsgang, welchen diese zu durchlaufen haben, häufig schon

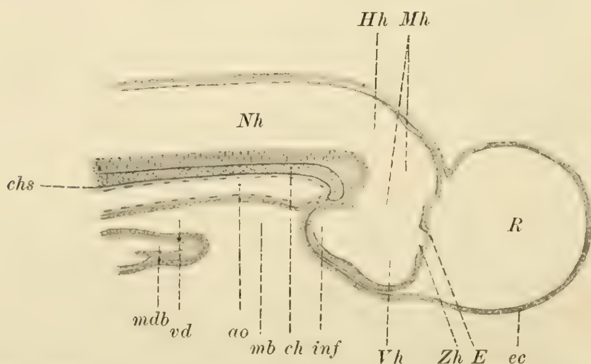


Fig. 176. Medianer, sagittaler Längsschnitt durch das vordere Körperende eines etwa 18 mm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 39mal. *ch* Chorda, von einer Scheide *(chs)* umgeben, an der man bei stärkerer Vergrößerung bereits eine äußere elastische und eine innere Faserschicht unterscheiden kann. Der hier abgebildete Abschnitt des Chordastranges gehört nicht mehr der eigentlichen Wirbelsäule an, sondern liegt später vollkommen innerhalb des Schädels, und zwar zwischen den sogenannten Parachordalia (die aber bei Callorhynchus zu einer Platte verschmolzen sind) sich bis in die Spitze der Sattellehne erstreckend (siehe SCHAUINSLAND 1903, Fig. 125, 130, 131). Ihr äußerstes Ende ist etwas ventralwärts gebogen und endet unmittelbar dorsal von dem umfangreichen Infundibularteil des Gehirns *(inf)*. Dorsal wird die Chorda begrenzt durch das Nachhirn *(NH)*, rostral durch das Hinterhirn *(Hh)* und Mittelhirn *(Mh)*, ventral durch die Aorta *(ao)* sowie ein kleines Stück des Infundibulums *(inf)*. Von allen diesen Teilen wird sie noch nicht durch die mesodermalen (von den Ursegmenten abstammenden) Zellen getrennt. Letztere haben sich nur an der äußersten Spitze des Chordastranges bereits etwas angesammelt. *Vh* Vorderhirn. *Zh* Zwischenhirn. *E* Epiphyse. *R* blasenartige Auftreibung des die Körperoberfläche des Embryos bildenden Ektoderms *(ec)*, aus der später das Rostrum wird. *mb* Mundbucht. *vd* Vorderdarm. *mdb* Mandibularbogen.

andeuten. Es wird sich daher empfehlen, Callorhynchus gleichsam als Paradigma für die Erläuterung vieler bei der Entwickelung der Wirbelsäule sich abspielender Vorgänge zu gebrauchen.

Die Chorda liegt in dem auffallend langen, fast fadenförmigen Embryo wie gewöhnlich unmittelbar ventral vom Nervenrohr und dorsal von der Aorta. Rostral endet sie mit etwas ventral gebogener Spitze dicht oberhalb des sehr mächtig entwickelten Infundibularabschnittes des Gehirns (Fig. 176); somit gehört ein nicht unbedeutender Teil von ihr der späteren knorpeligen Schädelkapsel an. Man findet sie in älteren Entwickelungsstadien dort in der Medianlinie zwischen den (verschmolzenen) Parachordalien eingebettet und sich bis in das äußerste Ende der sogenannten Sattellehne erstreckend. Da letztere entsprechend der sehr großen, das Infundibulum bergenden Sattelhöhle — die sie dorsal und kaudal begrenzt — weit in das Innere der Schädelhöhle hineinreicht, so liegt das vorderste Ende der Chorda bei Callorhynchus also nicht in der Schädelbasis.

Bemerkenswert ist auch das kaudale Chordaende. Dort, wo dieses sich befindet, besteht schon in sehr frühen Entwickelungsstadien eine bei vielen Vertebraten vorkommende und mit den Gastrulationsvorgängen in Zusammenhang stehende Kommunikation zwischen dem Nerven- und Darmrohr, der sogenannte Canalis neurentericus.

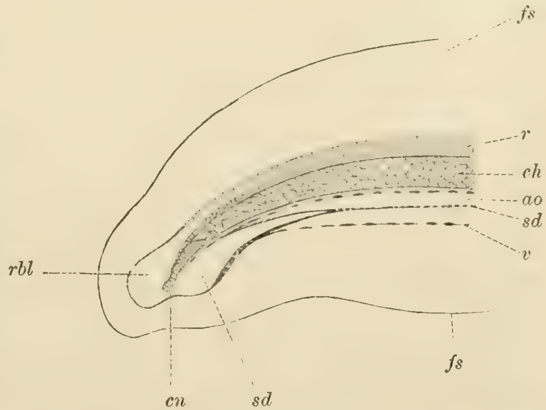


Fig. 177. Medianer, sagittaler Längsschnitt durch das Schwanzende eines etwa 25 mm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 42 mal. *ch* Chorda. *r* Rückenmark. Dasselbe erweitert sich terminal zu einer blasenartigen Anschwellung *(rbl)*, die homolog ist der voluminösen und stark differenzierten Erweiterung des Rückenmarkrohres bei den Embryonen einiger Vogelarten (z. B. des Pinguins). (SCHAUINSLAND 1890. Siehe auch weiter unten Fig. 295.) Diese von QUATREFAGES 1845 bei Amphioxus entdeckte terminale Erweiterung des Medullarrohres wurde von KOWALEWSKY (1877) auch bei Acanthias-Embryonen beschrieben und wird seit W. KRAUSE 1875 Ventriculus terminalis genannt *sd* Schwanzdarm, der bei Callorhynchus von sehr großer Ausdehnung ist und $^3/_4$ der gesamten Länge des Embryos erreichen kann; weiter nach vorn geht er allmählich in einen soliden Zellstrang über, der zwischen Aorta *(ao)* und Vene *(v)* gelegen ist. *cn* Canalis neurentericus, durch den das hinterste Chordaende gespalten ist (was hier auf dem Medianschnitt aber nicht sichtbar ist). *fs* Flossensaum.

Durch diese wird das äußerste Chordaende (das an jener Stelle, sobald an dem Embryo sich ein wirklicher Schwanz bemerkbar macht, bereits in das indifferente Zellmaterial übergeht, welches gleichzeitig zur Vergrößerung des Rückenmarks, der Chorda und des Darmes beiträgt) durchbohrt, so daß es in eine rechte und linke Hälfte zerfällt.

Der neurenterische Kanal bleibt sehr lange bestehen, und man findet die eben beschriebenen Verhältnisse noch bei Embryonen von mehreren Centimetern Länge (Fig. 177), bei denen noch die Eigen-

tümlichkeit hinzukommt, daß das hinterste Ende des Rückenmarks blasenartig aufgetrieben ist (wie es auch bei anderen Vertebraten, namentlich aber einigen Vögeln beobachtet werden kann), während der Darm (Schwanzdarm) sich von seinem vorderen, später allein in Funktion tretenden Abschnitt durch eine allmählich von vorn nach hinten weiterschreitende Rückbildung abtrennt, so daß nur sein terminaler Abschnitt erhalten bleibt. Später schließt sich die neurenterische Verbindung, der Schwanzdarm obliteriert ganz, die Rückenmarksanschwellung verschwindet ebenfalls und die Chorda endet dann hier frei mit etwas abgerundeter Spitze.

Anfangs besteht die Chorda in ihrer ganzen Ausdehnung nur allein aus dicht aneinander gelagerten protoplasmatischen Zellen, während eine sie umschließende Hülle noch nicht nachzuweisen ist. Bald jedoch machen sich Veränderungen bemerkbar und zwar zunächst in dem kranialen Abschnitt, allmählich weiter kaudalwärts vordringend. Man kann es überhaupt nicht nur bei Callorhynchus, sondern wohl bei allen Vertebraten als eine Regel aufstellen, daß die Differenzierungen nicht allein der Chorda, sondern auch der gesamten Wirbelsäule im allgemeinen kranial-kaudalwärts verlaufen, so daß man stets die am weitesten vorgeschrittenen Entwickelungszustände in der Nähe des Kopfes, die jüngsten dagegen im Schwanze bezw. im Schwanzende vorfindet. So ist es denn auch hier bei Callorhynchus möglich, bei einem und demselben Embryo verschiedene nacheinander sich abspielende Vorgänge kennen zu lernen, wenn man mit dem Studium des Schwanzendes beginnt und damit weiter kranialwärts vorschreitet.

Fig. 178.

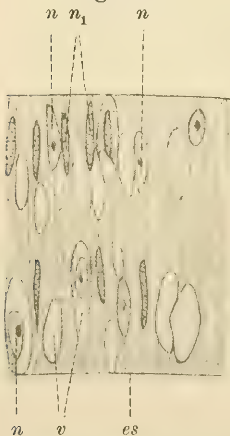


Fig. 179.

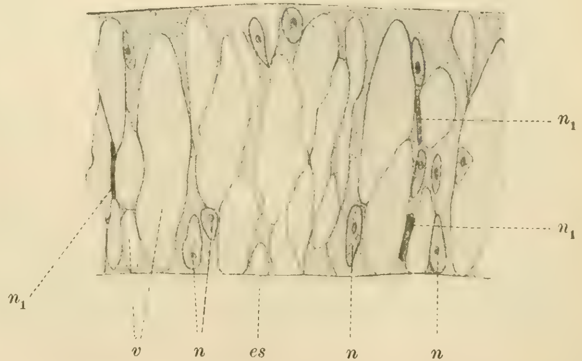


Fig. 178 und 179. Zwei horizontale Längsschnitte durch die Chorda eines etwa 1,8 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 630 mal. Fig. 178 stellt einen Schnitt durch das Schwanzende, Fig. 179 einen solchen durch einen weiter kranialwärts gelegenen Teil des Schwanzes dar. Auf dem ersten Schnitt läßt sich noch deutlich die geldrollenartige Anordnung der Chordazellen erkennen, während sie in dem weiter nach vorn gelegenen Chordateil durch die stärker entwickelten Vakuolen bereits verwischt ist. *n* Kerne der Chordazellen. n_1 im Durchschnitt stabförmige, stark tingierbare Kerne. *v* Vakuolen. Sie sind auf Schnitt Fig. 178 erst in der Entstehung begriffen, während sie in Fig. 179 den Zellinhalt bereits zum großen Teil verdrängt haben. *eS* Elastica (?) In diesem Stadium ist eine distinkte Scheide noch kaum nachzuweisen.

Es ist wahrscheinlich — obgleich es sich nicht mit Bestimmtheit beobachten läßt, da auf Längsschnitten die einzelnen Zellgrenzen nicht sehr deutlich sind, so daß es sogar zweifelhaft bleiben muß, ob sie überhaupt vorhanden sind — daß die ursprünglichen Chordazellen sich derart hintereinander anordnen, daß immer eine in rostral-kaudaler Richtung sehr schmale Zelle den ganzen Durchmesser des Chordastranges einnimmt. Auf etwas späteren Stadien (Fig. 178) ist diese „geldrollenartige" Anordnung deutlicher geworden, so daß dann eine gewisse Aehnlichkeit der Chordazellen mit den einzelnen Chordascheiben bei Amphioxus vorhanden ist (Fig. 178 und 179). Gleichzeitig treten dann im Zellprotoplasma, und zwar häufig gerade in der Nähe der Zellkerne, Vakuolen auf, die sich allmählich vergrößern und dadurch sowohl die Hauptmenge des Protoplasmas als auch zusammen damit die größte Zahl der Kerne an die Peripherie der Chorda drängen (Fig. 179). In diesen Stadien fallen übrigens auf Längsschnitten neben den in der Mehrzahl vorhandenen rundlichen, bläschenförmigen Kernen der Chordazellen noch andere schmale, stabförmige auf, die mit Begierde Farbe aufnehmen (Fig. 178, 179n_1). Diese können sowohl, und das ist am wahrscheinlichsten, als die Kerne der ursprünglichen noch nicht veränderten und daher von Protoplasma ganz erfüllten Chordazellen betrachtet werden oder als die Kerne solcher Zellen, welche durch die übermäßige Ausdehnung der um sich greifenden Vakuolen zu stark zusammengepreßt werden und dem Untergang anheimfallen, ähnlich den dunklen prochordalen Elementen, welche bei der Entwickelung des hyalinen Knorpels und des Hautknochens zur Beobachtung gelangen (Schauinsland 1900).

Indem nun die Vakuolen an Umfang immer mehr zunehmen, geschieht es, daß sie gegenseitig näher rücken und daß die benachbarten endlich zusammenstoßen, wobei ihre Wände miteinander verschmelzen. Auf diese Weise wird schließlich das ganze Chordagewebe in ein lamellöses Netzwerk aufgelöst, in dessen Maschen sich noch hier und da ein Kern in wenig Protoplasma eingebettet vorfindet. Die größte Masse des letzteren sowie auch die überwiegende Zahl der Kerne ist dadurch in unregelmäßiger Anordnung an die Peripherie der Chorda gedrängt und bildet hier die sogenannte Rindenschicht (Goette).

Die wabenartigen, polygonalen, unregelmäßig gestalteten Gebilde, welche jetzt die Chorda überwiegend zusammensetzen und die sulzige, gallertartige Masse derselben bilden, sind demnach also, trotz ihrer äußerlichen Aehnlichkeit, durchaus keine Zellen, sondern nur die aus solchen hervorgegangene Vakuolen, in deren Wänden noch hin und wieder eingestreute Kerne sich vorfinden; ebenso lassen sich aber auch in der Rindenschicht in diesem Stadium keine gesonderten Zellen mit bestimmten Grenzen erkennen. Sie aber ist gerade für das weitere Wachstum der Chorda von der größten Bedeutung. Abgesehen von den Chordahüllen, die von hier aus ihre Entstehung nehmen, und auf welche wir sofort zurückkommen wollen, werden in ihr immer neue Vakuolen produziert. Man findet dementsprechend die ältesten und auch größten Vakuolen im Centrum der Chorda, die jüngsten und kleinsten an der Peripherie (Fig. 190, 191, 193).

Die Rindenschicht erfährt bei Callorhynchus eine starke Ausbildung; ihre Elemente ordnen sich in späteren Stadien oftmals regelmäßig an, und es können sich in ihr wieder Zellgrenzen bemerkbar machen, so daß sie dann den Eindruck eines ziemlich

hohen Epithels hervorruft (Fig. 190) (Chordaepithel [GEGENBAUR]; epitheliomorphe Schicht [GRASSI]. Die Umwandlungen des Chordagewebes erfolgen demnach fast in derselben Art und Weise, wie sie zum erstenmal durch GOETTE bei Amphibien und Teleostiern beschrieben wurde.

Was die Chordahüllen oder Chordascheiden anbelangt, so ist es in der ersten Zeit, wenn die Vakuolisierung der Chordazellen noch nicht begonnen hat, kaum möglich, eine Spur davon nachzuweisen; erst später beginnt eine schärfere Begrenzung an der Peripherie der Chorda sich bemerkbar zu machen; deutlich wird eine solche aber erst, sobald sich die protoplasmatische Rindenschicht auszubilden beginnt (Fig. 180 und 181). Man findet dann eine Chorda-

Fig. 180.

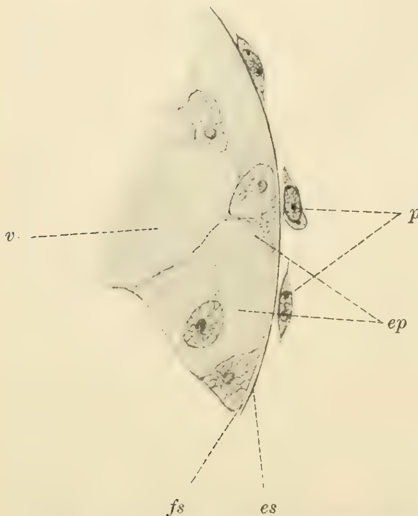


Fig. 181.

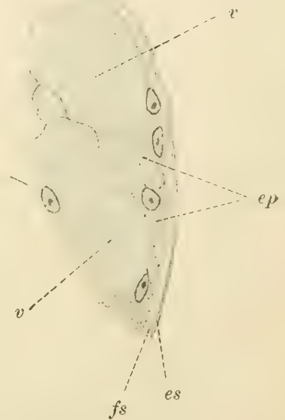


Fig. 180. Teil eines Chordaquerschnittes aus dem Schwanzende eines etwa 3 cm langen Callorhynchus-Embryos. Verg. 630 mal. *es* die jetzt deutlich erkennbare elastische Scheide. *fs* die darunter liegende, eben erst angedeutete Faserscheide. *ep* die durch die Vakuolisierung der Chorda an die Peripherie gedrängte, kernhaltige Protoplasmaschicht (Rindenschicht GOETTE's, epitheliomorphe Schicht GRASSI's). *v* Vakuole. *p* aus dem Sklerotom stammende Perichordalzellen.

Fig. 181. Teil eines Chordaquerschnittes durch den Rumpf eines etwa ebenso alten Embryos wie der der Fig. 181. Vergr. 630 mal. *es* Elastica, hier bereits eine doppelt konturierte deutliche Scheide darstellend. *fs* Faserscheide, ebenfalls voluminöser geworden. *ep* epitheliomorphe Schicht. *v* Vakuolen.

scheide, an der bereits zwei Schichten zu beobachten sind, eine äußere, ungemein zarte und eine innere, die anfangs ebenfalls noch sehr dünn ist (Fig. 180), später aber bald an Mächtigkeit zunimmt. Die äußere ist die elastische Scheide (Elastica, Elastica externa, primäre Chordascheide [KLAATSCH]), die innere die Faserscheide (sekundäre Chordascheide [KLAATSCH]). Es ist anzunehmen, obgleich es nicht direkt beobachtet werden konnte, daß die erstere, wie es von verschiedenen Autoren bei anderen Objekten mit Bestimmtheit behauptet wird, von den noch nicht vakuolisierten Chordazellen abgeschieden wurde, und zwar vor der Faserscheide. Sicher dagegen

ist es, daß letztere von der epitheliomorphen Zellschicht an der Chordaperipherie ihre Entstehung und ihr weiteres Wachstum herleitet. Die Elastica nimmt auch später nicht bedeutend an Dicke zu, wenn auch in solchem Grade, daß sie deutlich doppelkonturiert erscheint. Dagegen wächst die Faserscheide beträchtlich gemäß der starken Ausbildung des „Chordaepithels“ (Fig. 181, 182), bleibt vorläufig aber noch zellenlos. Die Chordascheide befindet sich nun auf einem Stadium, das bei den Cyclostomen und den Knorpelganoiden dauernd bleibt, das Material zu ihrem Aufbau wurde bis jetzt nur von der Chorda allein geliefert. Nunmehr beginnen aber Veränderungen und Weiterbildungen an ihr sich zu vollziehen, bei denen das sie umgebende Gewebe eine große Rolle spielt; es ist daher notwendig, zunächst die Herkunft des letzteren ins Auge zu fassen und die Entwickelungsvorgänge zu betrachten, die sich in ihm bis zu diesem Stadium vollzogen haben.

Zu einer Zeit, in der die Chorda noch keine Vakuolen enthält (Fig. 183), ist im Embryo noch keine Spur von mesenchymatösen Zellen vorhanden; die Organe finden sich noch sämtlich in epithelialer Ausbildung. Lateral von der Chorda liegen beiderseits die Ursegmente, mehr oder weniger hoch an dem Rückenmark dorsal empor-, mehr oder weniger tief an der Aorta ventral herabreichend. Ventral

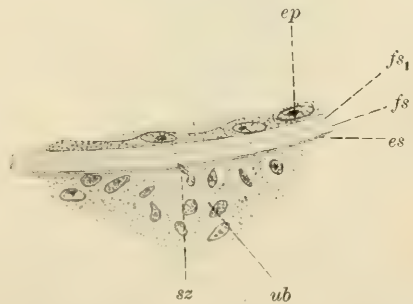


Fig. 182. Teil eines Chordaquerschnittes aus dem Schwanz eines etwa 6 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 630 mal. *es* Elastica. *fs* Faserscheide. Im Bereiche der Bogenanlage *(ub)* ist sie deutlich in zwei, fast gleich dicke Teile gesondert *(fs* und fs_1*)*. Die aus den Bogenanlagen später in die Chordascheide einwandernden Zellen — man sieht auch auf diesem Präparat bereits eine solche Zelle *(sz)* im Begriff in die Faserscheide einzudringen — begeben sich zunächst zwischen diese beiden Schichten der Faserscheide und erfüllen allmählich auch die äußere Schicht *(fs)* vollständig. Die innere dagegen *(*fs_1*)* bleibt stets zellenfrei (Elastica interna). *ep* epitheliomorphe Schicht der Chorda. *ub* Anlage des rechten unteren Bogens; Knorpel hat sich in ihr noch nicht ausgebildet.

gehen die voneinander scharf gesonderten Ursegmente in das nicht segmentierte Mesoderm, die Seitenplatten, über, die sich im Bereiche des Rumpfes in zwei Lamellen, die viscerale und die parietale, spalten, zwischen denen die Leibeshöhle sich ausdehnt. Letzteres ist im Schwanze (Fig. 183) dagegen nicht der Fall, hier bilden die Seitenplatten eine ungeteilte, einheitliche Lamelle.

Im Innern der Ursegmente befindet sich eine bisweilen — namentlich im Schwanze — stark zusammengepreßte Höhle, die Ursegment- oder Urwirbelhöhle; durch sie wird das Ursegment in zwei Lamellen zerlegt, eine laterale, die sogenannte Cutisplatte (C. Rabl), und eine mediale, der Chorda benachbarte, die Muskelplatte (C. Rabl) (Fig. 183, 184, 185).

Diese eben geschilderten ursprünglichen Verhältnisse ändern sich aber bald im Laufe der Entwickelung. An einer ventralen, den Seitenplatten dicht benachbarten Stelle des Ursegments, welche meistens in der Gegend zwischen Chorda und Aorta, bald etwas mehr dorsal bald

etwas weiter ventral davon gelegen ist, beginnen in der inneren, der Chorda benachbarten Lamelle die in der Mitte derselben befindlichen Zellen (Fig. 184) sich zu lockern und schließlich auszuwandern, offenbar mit eigener amöboider Bewegung ausgestattet. Sie strömen dabei

Fig. 183.

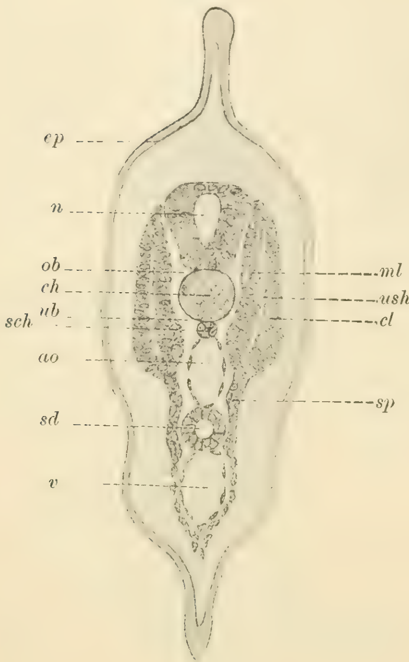


Fig. 184.

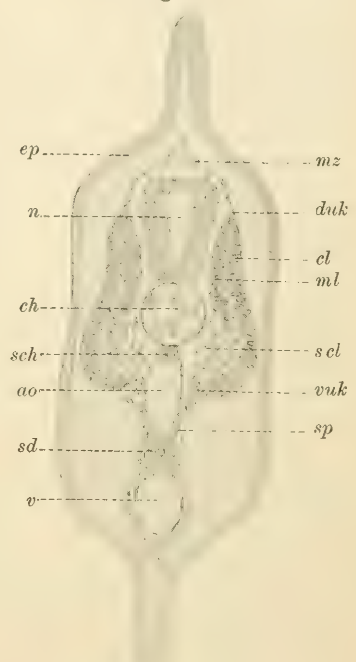


Fig. 183. Querschnitt durch das äußerste Schwanzende eines etwa 1,8 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 180 mal. *ch* Chorda; in ihr hat die Vakuolenbildung noch nicht begonnen. *sch* subchordaler Strang. *a* Aorta. *v* Vene. *sd* Schwanzdarm, zwischen Aorta und Vene gelegen. *n* Nervenrohr. *ush* stark zusammengepreßte Höhle des Ursegments. *cl* Cutislamelle des Ursegments. *ml* Muskellamelle des Ursegments. *sp* Seitenplatte; da der Schnitt durch den Schwanz geht, so ist sie ungeteilt und enthält nicht die Leibeshöhle. In der Nähe der Aorta und des Schwanzdarmes besitzt sie ein festes, epitheliales Gefüge, während sie weiter ventral von der Vene sich aufzulockern beginnt. *ep* Epidermis.

Fig. 184. Querschnitt durch einen weiter kranialwärts gelegenen Schwanzabschnitt eines etwa 1,4 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 180 mal. *ch* Chorda im Beginne der Vakuolisierung; auch die elastische Scheide ist deutlich geworden. An der inneren, der Aorta, der Chorda und dem Nervenrohr gegenüberliegenden Lamelle des Ursegments beginnen ungefähr von der Stelle aus, an welcher Ursegment und Seitenplatte aneinander stoßen, die in der Mitte gelegenen Zellen (der Schnitt halbiert gerade die Ursegmente) auszuwandern und gegen die Chorda hinzuströmen; damit ist der erste Anfang gemacht zur Bildung des Sklerotoms *(scl)*. *duk* dorsale Ursegmentkante; dieselbe bildet einen Wachstumspunkt für die Muskel- *(ml)* und Cutislamelle *(cl)*. Gleichzeitig sprossen von hier aus aber auch Mesenchymzellen *(mz)* aus, welche das Bindegewebe für den dorsalen Körperteil und die Rückenflosse liefern werden; an der Bildung der Wirbelsäule beteiligen sie sich wahrscheinlich aber nicht. *vuk* ventrale Ursegmentkante; von ihr aus erhält das Sklerotom fortgesetzt neuen Zuwachs. *sp* Seitenplatten; sie haben sich noch mehr gelockert als auf der vorhergehenden Figur und stehen im Begriffe, ihren Epithelcharakter völlig zu verlieren. *sd* Schwanzdarm; sein Lumen ist fast völlig reduziert, trotzdem erstreckt er sich von hier aus aber noch sehr weit als solider Strang kranialwärts. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 183.

vornehmlich dorsal- und medianwärts in der Richtung nach der Chorda (Fig. 184), verbreiten sich von dort aus aber auch weiter dorsal seitlich von dem Nervenrohr bis nach der oberen Ursegmentkante, sowie auch ventral seitlich von der Aorta nach der unteren Urwirbelkante hin.

Zunächst bleiben diese ausgewanderten Zellen noch vollständig im Bereiche des Ursegmentes, dem sie ihre Entstehung verdanken; sie überschreiten nicht die Grenzen der einzelnen Ursegmente und bilden somit eine in sich ziemlich abgeschlossene Zellmasse, das sogenannte

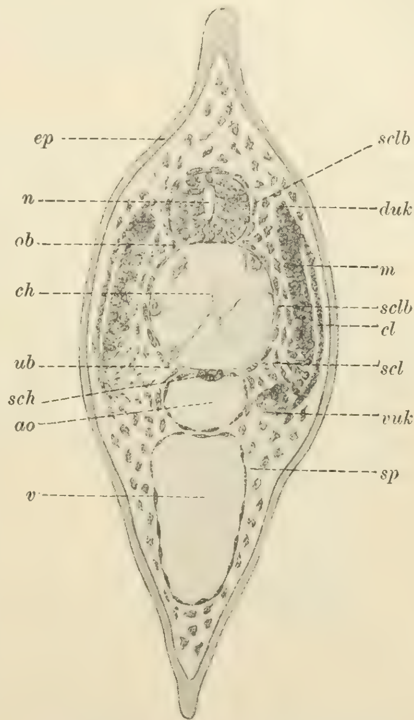


Fig. 185. Querschnitt durch das Schwanzende eines etwa 3,3 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 117 mal. Die Zellen des Sklerotoms *(scl)* haben sich weiter ausgebreitet, sie umgeben jetzt nicht allein die Chorda vollständig, sondern auch das Nervenrohr *(n)* und den dorsalen Teil der Aorta. Unter ihnen kann man eine Lage Zellen unterscheiden, welche mehr abgeplattet sind als die übrigen und sich den oben genannten Organen dicht anlagern; sie bilden die skeletoblastische Schicht *(sclb)*. Der Schnitt ist übrigens nicht ganz gerade geführt; auf der linken Seite geht er durch die Mitte des Ursegments; daher sieht man, daß die ventrale Kante desselben keine feste Grenze bildet, sondern sich völlig in die Sklerotomzellen auflöst, die ventralwärts unmittelbar übergehen in die von der Seitenplatte herstammenden Mesenchymzellen *(sp)*. Auf der rechten Seite trifft der Schnitt die kaudale Ursegmentgrenze, und daher besitzt hier die ventrale Ursegmentkante *(vuk)* noch ein festes, epitheliales Gefüge. *ob* und *ub* sind die von den Sklerotomzellen ausgefüllten dreieckigen Räume zwischen Chorda und Nervenrohr einerseits und Chorda und Aorta andererseits, die, von der Seite betrachtet, als der Chorda aufsitzende Längsleisten erscheinen. Sie sind die Basen der das Nervenrohr und die Aorta einhüllenden häutigen Bogen, und in ihnen entstehen auch später die knorpeligen oberen und unteren Bogen. In der Muskellamelle *(ml)* des Ursegments sind bereits wirkliche Muskelfibrillen entstanden. Der dorsale und der ventrale Teil des Querschnittes ist völlig erfüllt von Mesenchymzellen, von denen die ersteren der dorsalen Urwirbelkante *(duk)*, die letzteren den aufgelösten Seitenplatten *(sp)* entstammen. *sch* subchordaler Strang, bereits in Rückbildung begriffen.

Sklerotom [Goodsir 1856, van Wijhe 1882, C. Rabl 1888 u. A.] (Fig. 186, 187). In dieser Zeit sind die Sklerotome also noch vollständig segmental angeordnet; zu jedem Ursegment gehört ein Sklerotom. Die Sklerotome liefern das weitere Material, das der Chorda hinzugefügt und mit ihr zusammen zum Aufbau der Wirbelsäule verwendet wird. Der Chordastrang mit seinen Scheiden einerseits und die Sklerotome andererseits sind die einzigen Elemente für die Zusammensetzung des axialen Skelettes und zwar nicht nur bei Callorhynchus, sondern überhaupt in der ganzen Reihe der Vertebraten. Die Geschichte der Entwickelung der Wirbelsäule bei den verschiedenen Formen ist weiter nichts als die Feststellung der in mannigfaltiger

Weise erfolgenden Ausbildung jener beiden Elemente, ihres gegenseitigen Einflusses auf einander, des Ueberwiegen des einen, des Zurücktretens des anderen.

Es sei hier jedoch bereits bemerkt, daß das Sklerotom nicht ganz ausschließlich für die Wirbelsäule im engeren Sinne aufgebraucht wird, und daß von ihm auch dasjenige Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, welches in lockerer Anordnung weiter peripheriewärts Chorda und Nervenrohr umgiebt (Fig. 185).

Der dorsal von der Auswanderungsstelle der Sklerotomzellen gelegene Abschnitt des inneren Ursegmentblattes behält seinen epithelialen Charakter bei, und seine Zellen wandeln sich allmählich in

Fig. 186.

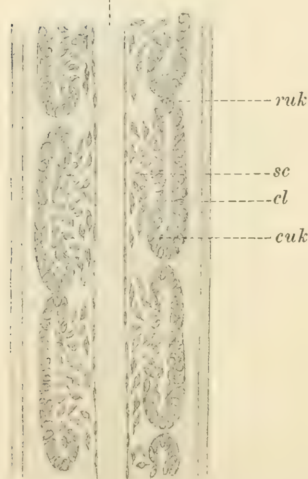


Fig. 187.

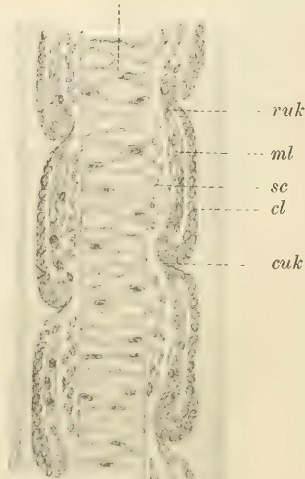


Fig. 186 und 187. Zwei horizontale Längsschnitte durch den Schwanz eines etwa 1,8 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 180mal. Man vergleiche dazu den Querschnitt auf Fig. 184. Der Schnitt auf Fig. 186 geht durch die Aorta *(a)* und trifft gerade den Teil der Ursegmente, an welchem sich die Bildung der Sklerotome *(sc)* aus ihren inneren Blättern vollzieht. Man sieht, wie die aus der Mitte des inneren Ursegmentblattes gleichsam herausfließenden Zellen sich der Aorta anlegen und wie die einzelnen, von jedem Ursegment abstammenden Sklerotome bereits im Begriffe stehen, sich miteinander zu vereinigen und damit eine gleichmäßige Bindegewebsschicht zu bilden. Die an die kranialen *(ruk)* und kaudalen *(cuk)* Ursegmentkanten anstoßenden Partieen des medialen Ursegmentblattes beteiligen sich nur sehr wenig oder gar nicht an der Entstehung der Sklerotomzellen. *cl* Cutislamelle des Ursegments.

Fig. 187 stellt einen Schnitt dar, der die Chorda etwa halbiert. Die dorsalwärts emporgewanderten Sklerotomzellen *(sc)* liegen noch in ganz distinkten Gruppen, jede medialwärts von dem Ursegment, von dem sie abstammt; die einzelnen Sklerotome besitzen daher noch eine scharfe, metamere Anordnung. *ml* Muskellamelle des Ursegments. *cl* Cutislamelle des Ursegments. *ruk* kraniale, *cuk* kaudale Kante des Ursegments. An letzterer befindet sich an dieser Stelle offenbar ein Hauptwachstumspunkt der beiden Ursegmentlamellen. *ch* Chorda. Ihre Zellen sind bereits stark vakuolisiert, doch rufen sie, im ganzen betrachtet, noch den Eindruck einer geldrollenartigen Anordnung hervor. Sowohl in Fig. 186 als auch in Fig. 187 macht sich ein Verschieben der Ursegmente der rechten denen der linken Seite gegenüber bemerkbar.

Muskelzellen um, sie bilden das sogenannte Myotom [Goodsir 1856, van Wijhe 1882, C. Rabl 1888 u. A.] (Fig. 184, 185, 187, 188). Aus jedem Ursegment entsteht also neben dem Sklerotom ein Myotom; die letzteren behalten ihre von Anfang an streng ausgebildete segmentale Anordnung während langer Zeit, oft das ganze Leben hindurch bei. Die einzelnen Myomeren, wie man wohl die voneinander gesonderten, unmittelbar aus den Myotomen abstammenden Segmente der späteren Rumpfmuskulatur nennt, wobei man allerdings berücksichtigen muß, daß zu ihnen nicht nur die aus den Muskelplatten, sondern auch die aus den Seitenplatten herstammenden Muskeln gehören, lassen häufig noch in späteren Stadien einen sicheren Schluß auf die ursprüngliche, von den Ursegmenten hervorgerufene Gliederung zu.

Während das Sklerotom stets neuen Zuwachs erhält aus dem kranialen und kaudalen (Fig. 186 *ruk* und *cuk*) sowie gleichzeitig auch ventralen Abschnitt des inneren Ursegmentblattes (Fig. 184 und 185 *vuk*) — dort, wo Ursegment und Seitenplatten aneinanderstoßen — liegen die Wachstumspunkte des Myotoms an der dorsalen Kante des Ursegments (Fig. 182 *duk*) und wahrscheinlich auch an der kaudalen (Fig. 186 und 188 *cuk*) [soweit die letztere ventralwärts nicht von der Bildung des Sklerotoms in Anspruch genommen wird].

Der Zustand der Sklerotome, wie wir ihn bis jetzt kennen gelernt haben, ist jedoch nur von kurzer Dauer. Bis dahin lag jedes derselben für sich isoliert und überschritt nicht die Grenzen des Ursegments, aus welchem es seine Entstehung nahm. Infolge des schnellen Wachstums beginnen sie sich nun aber über diese hinauszudehnen, so daß sie nicht nur in kranialer und kaudaler Richtung miteinander in Berührung kommen und sich vermischen (Fig. 188 *sc*), sondern daß auch die der linken Seite mit jenen der rechten dorsal vom Nervenrohr und ventral von der Chorda (bezw. der Aorta) sich vereinigen (Fig. 185).

Jene beiden Organe werden daher von nun an durch eine zusammenhängende Masse von Bindegewebszellen eingeschlossen, die man in ihrer Gesamtheit bei anderen Formen wohl als Perichordalzellen bezeichnet hat, (obgleich jener Ausdruck nicht ganz ausreichend ist, da diese Zellen ja nicht allein die Chorda, sondern auch das Rückenmark umgeben). Bald gelingt es, an dieser Bindegewebsschicht auch eine innere, fester anliegende Lage zu bemerken, die man von den weiter peripher befindlichen und lockerer gefügten Zellen als skeletoblastisches Gewebe (zum Teil gleichbedeutend mit der Bezeichnung skeletogene Scheide) unterscheiden kann (Fig. 185 *sclb*).

Bei Callorhynchus bleibt dasselbe in viel größerer Ausdehnung, als es bei den höheren Formen der Fall ist, dauernd bindegewebig und nur in beschränktem Maße differenzieren sich in ihm später wirkliche harte Skeletteile. Im besonderen leiten sich aus demjenigen Teil, welcher das Nervenrohr rings herum einschließt und den die älteren Autoren Membrana reuniens nannten, die bindegewebigen Hüllen des Rückenmarks, die oberen Bögen und der diese untereinander verbindende Bandapparat ab.

Die Wirbelsäule besteht also, soweit wir ihre Entwickelung bis jetzt verfolgt haben, um es nochmals zu wiederholen, aus der vakuolisierten Chorda mit ihren Scheiden — der Faserscheide, die

noch zellenlos ist, und der elastischen Scheide — sowie einer bindegewebigen Hülle, die Chorda, Nervenrohr und teilweise auch Aorta gleichmäßig umschließt, und an welcher die median liegenden Partieen als skeletoblastische Schicht unterschieden werden können. Es ist dies ein Entwickelungsstadium, das mit dem Ausdruck häutige oder membranöse Wirbelsäule oder auch als Cyclostomenstadium bezeichnet werden kann.

Nachträglich ist noch zu bemerken, daß während der Ausbreitung der Sklerotome und ihres Zusammenschlusses zur Bildung der häutigen Wirbelsäule die zu ihnen gehörigen Bindegewebszellen an einzelnen Stellen den aus anderen Quellen herstammenden Mesenchymzellen begegnen und sich mit ihnen anscheinend vermischen. Bildungsherde derartiger Zellen sind vor allem das Darm- und Hautfaserblatt oder

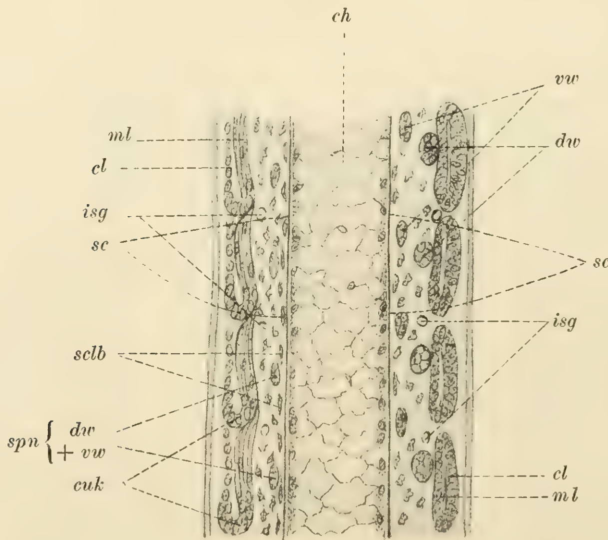


Fig. 188. Horizontaler Längsschnitt aus dem vorderen Teil des Schwanzes eines Callorhynchus-Embryos von ebenfalls etwa 1,8 cm Länge. Vergr. 180 mal. Der Schnitt halbiert etwa die Chorda, ist aber nicht völlig horizontal geführt, sondern schneidet an der rechten Seite die Ursegmente bedeutend mehr dorsalwärts als an der linken. *ch* Chorda. Die Vakuolisierung ihrer Zellen ist eine vollständige, und an ihrer Peripherie hat sich die epitheliomorphe Rindenschicht gebildet. *ml* Muskellamelle. An der linken, mehr ventralwärts gelegenen Seite sieht man in ihr deutliche Muskelfibrillen. *cl* Cutislamelle der Ursegmente. Auf der linken Seite beginnt ihre Auflösung in Mesenchymzellen. *cuk* kaudale Ursegmentkante, ein Hauptwachstumspunkt der beiden eben genannten Lamellen. *sc* Sklerotome; an der rechten Seite, also mehr dorsalwärts, sind dieselben noch etwas voneinander gesondert, wenngleich sie auch hier bereits seitlich ineinander überzugehen beginnen; an der linken dagegen sind sie bereits völlig miteinander verschmolzen und bilden dort eine zusammenhängende Lage perichordaler Zellen, von denen die der Chorda unmittelbar anliegenden als skeletoblastische Schicht *(sclb)* unterschieden werden können. Zwischen je zwei Ursegmenten liegen die Intersegmentalgefäße *(isg)*, mit deren Hilfe man auch dann, wenn die Sklerotome miteinander verschmolzen sind, wie hier an der linken Seite, noch ihre ursprüngliche Grenzen nachweisen kann. In jedem, durch je zwei Intersegmentalgefäße begrenzten Segment, das hier ja auch durch die Ausdehnung der Muskellamelle (Myotom) bestimmt wird, liegt außerdem die ventrale Nervenwurzel *(vw)* und kaudalwärts von ihr die dorsale *(dw)*, an der linken Seite (also weiter ventral) sind diese beiden Wurzeln bereits zu dem einheitlichen Stamm des Spinalnerven *(spn)* verschmolzen.

dort, wo eine Leibeshöhle nicht mehr vorkommt, wie es im Schwanz der Fall ist, die ungespaltene Seitenplatte [die Fig. 183—185 zeigen das allmähliche Auflösen der Seitenplatten (*sp*) im Schwanz zu Mesenchymzellen]. Einen weiteren Zuwachs liefern die dorsalen Ursegmentkanten (Fig. 184 *duk*), die wir bereits als Wachstumspunkte des Myotoms oben kennen lernten. Es ist wahrscheinlich, daß die von hier auswandernden Zellen (Fig. 184 *mz*) keine unmittelbare Verwendung für die Wirbelsäule finden, sondern nur das Bindegewebe für die dorsale Körperkante und den an diese angehefteten Flossensaum liefern (Fig. 185). Endlich sind es die Cutisplatten, die einen lebhaften, wenn auch ziemlich späten Anteil an der Erzeugung von Bindegewebe nehmen. Aus ihren Zellen, die allmählich den epithelialen Charakter verlieren (Fig. 185 und 188 *cl*), leitet sich ein großer Teil der Lederhaut ab (Fig. 186), und sehr wahrscheinlich auch der distale Abschnitt der Zwischenmuskelbänder (Ligamenta intermuscularia, Myosepta, Fig. 192 ms_1), durch welche die einzelnen Myomeren voneinander gesondert werden und gleichzeitig auch Stütz- und Anheftungspunkte erhalten. Die proximalen Partieen jener Bänder (Fig. 192, 193 *ms*) werden dagegen wohl ebenso, wie es bei den Squaliden beobachtet worden ist, von den Sklerotomen geliefert werden.

Aus alledem erhellt es, daß, wie schon frühzeitig alle aus diesen verschiedenen Entwickelungsherden stammenden Mesenchymzellen miteinander zusammenfließen und nicht mehr ihre gesonderte Herkunft erkennen lassen, so auch später die aus den Sklerotomen sich herleitenden Teile der Wirbelsäule ohne besonders scharfe Grenzen in das übrige ihnen benachbarte Bindegewebe übergehen.

Infolge der im Querschnitt mehr oder weniger kreisförmigen Gestalt der Chorda, des Nervenrohres und der Aorta werden einerseits dorsal zwischen Chorda und Nervenrohr, andererseits ventral zwischen Chorda und Aorta je zwei im Durchschnitt fast dreieckig erscheinende Lücken gebildet (Fig. 183 u. 185 *ob* u. *ub*). Es ist natürlich, daß bei dem Entstehen des Sklerotoms und seinem späteren Ausbreiten sich die von ihm stammenden Perichordalzellen zumeist an diesen Stellen in erheblicher Anzahl anhäufen, und daß gerade hier die skeletoblastische Schicht in größerer Mächtigkeit auftritt. Bei seitlicher Betrachtung drückt sich dieses Verhalten in je einer oberen und unteren Leiste aus, welche sich kontinuierlich auf der Chorda in ihrer ganzen Länge erstreckt.

Diese Leisten sind übrigens weiter nichts anderes als die Basen, auf denen sich einerseits das das Nervenrohr gleichmäßig einhüllende membranöse Bogengewölbe erhebt, und von denen aus andererseits die die Aorta seitlich umschließenden Bindegewebsmassen sich erstrecken. In ihnen nehmen später die ersten knorpeligen Elemente, welche in der Wirbelsäule auftreten, die oberen und unteren Wirbelbögen, ihre Entstehung. Spielen diese bei den Holocephalen auch noch keine hervorragende Rolle, so werden sie bei den höheren Vertebratenformen dazu berufen, den Ausgangspunkt für die gesamte knorpelige Wirbelsäule zu bilden. —

Es könnte den Anschein haben, als ob die Wirbelsäule in ihrem bis jetzt beschriebenen „häutigen“ Zustand völlig der Gliederung entbehre; das ist bei genauerer Betrachtung jedoch keineswegs der Fall.

Zunächst sind es die Myotome und später die sich daraus entwickelnden Myomeren samt den zwischen ihnen befindlichen Myosepten, die es ermöglichen, an den perichordalen Zell- und Bindegewebsmassen Regionen, welche mit den ursprünglichen Ursegmenten bezw. Sklerotomen übereinstimmen, zu unterscheiden (Fig. 188, 192, 193).



Fig. 189. Stück eines Querschnittes durch den vorderen Rumpf eines 5,8 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 675 mal. Auf der Abbildung ist der Teil des Schnittes wiedergegeben, welcher durch die Anlage des unteren Bogens, in dem noch keine richtigen Knorpelzellen aufgetreten sind, geführt ist. *chs* Chordascheide, als Ganzes betrachtet; sie zerfällt in: *es* elastische Scheide, *fs* Faserscheide und fs_1 von Zellen frei bleibender Teil der Faserscheide (Elastica interna); in Wirklichkeit ist die konzentrische Streifung viel feiner. *ep* sehr gut ausgebildete epitheliomorphe Schicht der Chorda (Chordaepithel). *v* Vakuolen. *n* Kerne der vakuolisierten Chordazellen. *sz* Zellen, die aus der Bogenanlage durch Lücken der elastischen Scheide hineinzuwandern beginnen. sz_1 Zellen, die bereits in die Faserscheide eingedrungen sind (Scheidenzellen), und deren Kerne äußerst stark in die Länge gezogen sind.

Nebenbei mag erwähnt werden, daß in Anlehnung an niedere Zustände — Amphioxus und Cyclostomen — die Ursegmente der rechten und linken Seite oft nicht in ihrer Lage übereinstimmen und sich kranial- oder kaudalwärts gegeneinander verschieben, was sich nicht selten in noch auffallenderer Weise bemerkbar macht, als es hier auf den beigegebenen Figuren (Fig. 186 u. 187) zum Ausdruck kommt. Auch die Länge der Ursegmente ist in den verschiedenen Körperregionen nicht die gleiche; gemeinhin nimmt sie vom Kopf nach dem Schwanz hin zu, um dann nach dem Schwanzende hin wieder abzunehmen. Auf das Verschmelzen benachbarter Myotome wird noch weiter unten zurückgekommen werden.

Ein nicht minder sicheres Kriterium bei der Feststellung der Grenzen der ehemaligen Ursegmente und Sklerotome sind die Intersegmentalgefäße, welche stets scharf an der Grenze zweier Segmente liegen und nach der Ausbildung der Myosepten innerhalb dieser ihre Lage haben, dabei sich meistens an ihre kaudale Seite lehnend.

Innerhalb eines jeden durch Myomer, Myoseptum und Intersegmentalgefäße festgelegten Segmentes finden sich nun noch die Spinal-

n e r v e n. Bestanden diese bei Petromyzon noch aus z w e i voneinander durch einen weiten Zwischenraum dauernd getrennten Elementen, dem kranial gelegenen motorischen und dem kaudalen sensiblen Nerven, so hat hier bei Callorhynchus nun eine Vereinigung dieser

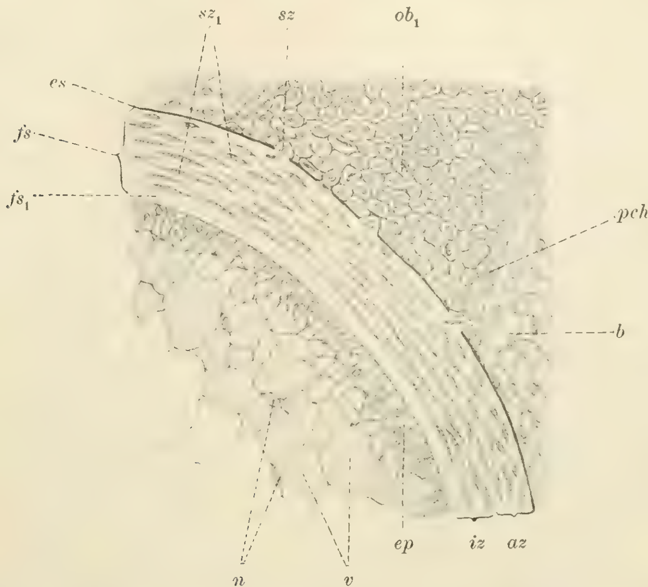


Fig. 190. Teil eines Querschnittes durch den vorderen Rumpfabschnitt eines 8,5 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 560 mal. Der abgebildete Teil des Schnittes stellt die Umgebung des rechten oberen kranialen Bogenstückes *(ob_1)* dar, dessen im Innern gelegene Zellen zum großen Teil bereits knorpelig sind. *b* das den Bogen und die Chorda umgebende Bindegewebe (skeletoblastische Schicht). *pch* das in der Bildung begriffene Perichondrium des knorpeligen Bogens. *sz* Knorpelzellen, die aus den Bogen durch Lücken in der elastischen Scheide *(es)* in die Faserscheide *(fs)* hineinzuwandern beginnen. *sz_1* die in die Chordascheide bereits hineingewanderten Zellen (Scheidenzellen). *fs_1* zellenloser Teil der Faserscheide (Elastica interna). *az* A u ß e n z o n e der Chordascheide, deren Zellen kürzer und rundlicher sind als die in der I n n e n z o n e *(iz)* befindlichen. *ep* „Chordaepithel“, das an diesem Präparat sehr hoch und dicht war, dementsprechend auch die „Elastica interna“ als ihr unmittelbares Abscheidungsprodukt von großer Mächtigkeit ist. *v* Vakuolen. *n* Kerne der vakuolisierten Chordazellen.

beiden Bestandteile stattgefunden (Fig. 195—197). Der bedeutend stärkere motorische Ast liegt ebenfalls kranial und entspringt ventral am Rückenmark; der schwächere sensible nimmt etwas kaudal- und stark dorsalwärts von ihm seinen Ursprung, schwillt zu einem starken Ganglion an und vereinigt sich mit dem vorderen motorischen Nerv etwa im letzten ventralen Drittel des Chordadurchmessers (Fig. 195 bis 197).

Während Myoseptum und Intersegmentalgefäß einen zur Chordaachse fast senkrechten Verlauf innehalten, zieht der Spinalnerv mehr oder weniger schräg zu ihr, und zwar kranial-kaudalwärts (Fig. 195 bis 197), so daß er, abgesehen von den unmittelbar hinter dem Schädel gelegenen Partieen (Fig. 194), das Blutgefäß und Myoseptum noch in d e m s e l b e n Segment während seines Verlaufes über die Chorda schneidet.

Der Schnittpunkt des Spinalnerven und des Intersegmentalgefäßes liegt je weiter nach dem Kopfe zu, desto mehr ventral, je weiter nach dem Schwanzende hin, desto dorsaler (vergl. Fig. 195—197). Gleich nach seinem Durchtritt durch die Wirbelsäule giebt der motorische Nerv außer seinem ventralen Hauptast noch einen schwächeren

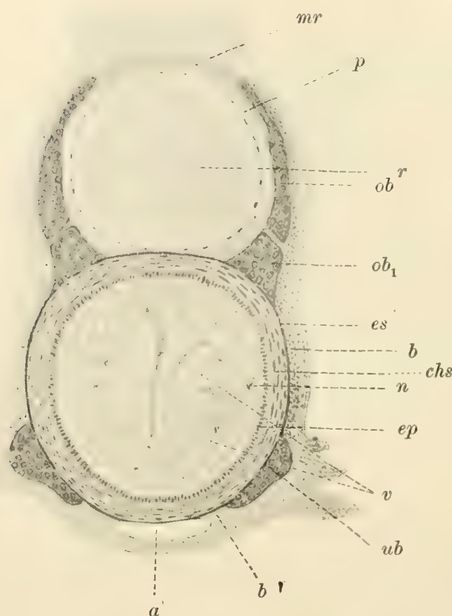


Fig. 191. Querschnitt durch die Wirbelsäule im vorderen Rumpfabschnitt eines 8,5 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 27mal. ob_1 kraniales oberes Bogenstück. *ob* kaudales oberes Bogenstück. *ub* unterer Bogen. *ep* Chordaepithel. *v* Vakuolen, in der Mitte der Chorda bedeutend größer wie an ihrem Rande. *n* Kerne der vakuolisierten Chordazellen, *chs* zellhaltige Chordascheide, die äußere und die innere Zone derselben sowie die „Elastica interna“ sind angedeutet. *es* Elastica externa. *b* Bindegewebe, welches sowohl die Bogen als auch die Chordascheide umgiebt und miteinander verbindet; meistens kann man eine innere Lage (skeletoblastische Schicht) von den mehr distal gelegenen Partieen unterscheiden. *mr* Membrana reuniens; Ueberrest der häutigen Wirbelsäule, das obere Bogendach schließend. *r* Rückenmark. *p* Pia mater des Rückenmarks. *a* Aorta. *m* Muskeln.

dorsalen Zweig ab, der sich kaudalwärts wendet, den sensiblen Stamm überschreitet, ohne sich mit diesem in Verbindung zu setzen (bei Chimaera vereinigt er sich jedoch mit dem sensiblen Ganglion) und dann weiterzieht bis zum nächsten Spinalnerven, um auch diesen noch entweder in der Gegend des Ganglions oder etwas tiefer davon zu kreuzen und sich dann endgiltig dorsalwärts zu wenden (Fig. 195—197).

Betrachten wir ein Segment in Bezug auf die geschilderten Zustände nochmals, so finden wir es also kranial begrenzt von einem Myoseptum, unmittelbar kaudal davon liegt das Intersegmentalgefäß, darauf folgt der motorische (ventrale), dann der sensible (dorsale) Spinalnerv, und den Beschluß macht endlich wieder ein Myoseptum. Es ist von Wichtigkeit, sich dieser Verhältnisse stets zu erinnern, denn durch sie erhalten wir eigentlich die einzige Handhabe, um uns über die Lage der einzelnen Teile der Wirbelsäule Klarheit zu schaffen, sowie über die Homologie der verschiedenen Skelettteile derselben Gewißheit zu erlangen, und zwar nicht nur bei Callorhynchus, sondern fast in der gesamten Reihe der Vertebraten.

Die deutlichste Segmentierung erfährt das Achsenskelett aber dadurch, daß innerhalb der skeletogenen Schicht an bestimmten regelmäßigen Stellen und ausgehend von den oben erwähnten Längsleisten stärkere Ansammlungen von Zellen auftreten, die sich durch größere

Tingierbarkeit von ihrer Umgebung nicht unschwer unterscheiden lassen. Im Bereiche je eines nach der eben geschilderten Weise bestimmbaren Segmentes finden sich regelmäßig je zwei derartige Anhäufungen, und zwar zwei in der oberen — zwischen Chorda und

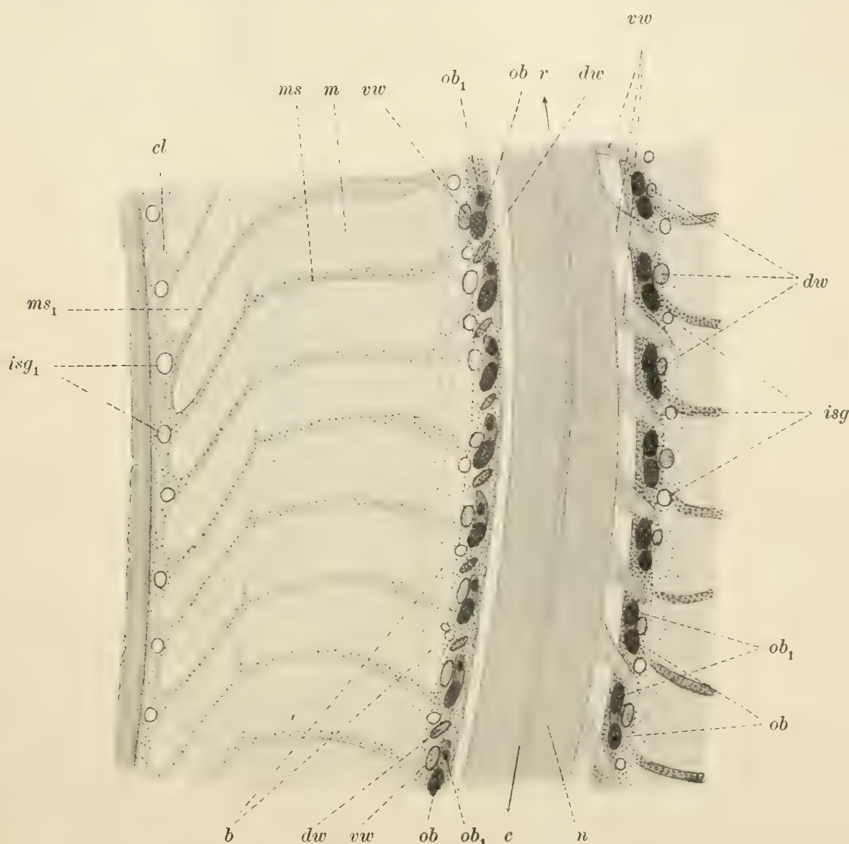


Fig. 192. Horizontalschnitt durch das hintere Ende des Rumpfes eines 8,5 cm langen Callorhynchus-Embryos in der Höhe der Mitte des Rückenmarkes; nur die linke Seite ist vollständig abgebildet. Vergr. 31 mal. Die Abbildung dient zur Erläuterung der gegenseitigen Lage der Skelettstücke, Blutgefäße, Nerven u. s. w. *r* rostral oder kranial. *c* kaudal. ob_1 kraniales oberes Bogenstück. *ob* kaudales oberes Bogenstück. Der Schnitt ist nicht völlig horizontal geführt, sondern die linke Seite liegt etwas mehr dorsal als die rechte; daher sind an der linken Seite auch nur die Spitzen der kranialen Bogen getroffen. *vw* ventrale (motorische) Nervenwurzel. *dw* dorsale (sensible) Nervenwurzel bezw. Ganglion. *b* Bindegewebe; an ihm kann man eine innere Lage (skeletoblastische Schicht) unterscheiden, in welcher die Skelettstücke liegen, und durch welche auch die Lücken zwischen diesen geschlossen werden (häutige Wirbelsäule). *ms* Myosepten, nach den kaudalen Bogenstücken hinziehend. In ihnen oder an ihrer kaudalen Seite befinden sich die Intersegmentalgefäße *(isg)*. Zwischen ihnen liegen die aus der Muskellamelle des Ursegmentes abstammenden Myomeren *(m)*. An der linken Seite zwischen dem 3. und 4. Myoseptum von oben muß ein Myomer ausgefallen oder mit dem benachbarten verschmolzen sein, denn hier liegen zwei Paar Bogenstücke innerhalb eines Myomers. ms_1 der nach der Cutis hinziehende Teil der Myosepten. *cl* Cutis, aus der Cutislamelle des ursprünglichen Ursegmentes stammend. Auch hier liegen ganz regelmäßig Intersegmentalgefäße (isg_1), wodurch die Cutis segmentiert erscheint. Auch auf der Epidermis sind dementsprechend Andeutungen einer Segmentierung sichtbar. *n* Rückenmark.

Nervenrohr gelegenen — Leiste und zwei in der unteren — zwischen Chorda und Aorta — verlaufenden. Wir haben darin die ersten Andeutungen der später knorpeligen oberen und unteren Bögen zu erblicken. Da selbstverständlich das Auftreten der Bogenanlagen in der rechten und linken Körperhälfte gleichmäßig erfolgt, so sind in einem vollständigen Körpersegment acht derselben vorhanden, vier obere und vier untere. In jedem der ehemaligen Sklerotome sind also vier entstanden, von denen ein oberes und ein unteres Stück dem kranialen Teil desselben angehören und das andere ventrale

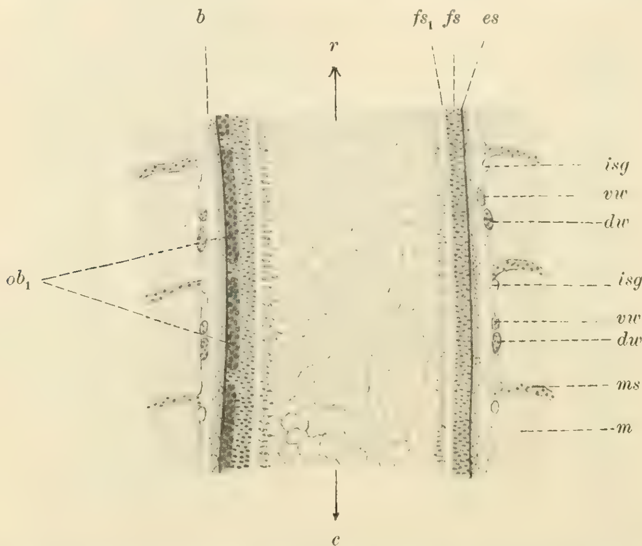


Fig. 193. Horizontalschnitt durch den hinteren Rumpfabschnitt eines 8,5 cm langen Callorhynchus-Embryos in der Höhe der Chorda. Vergr. etwa 45 mal. *r* kranial. *c* kaudal. *ep* „Chordaepithel". *v* Vakuolen der Chorda. *es* elastische Chordascheide. *fs* zellhaltige Chordascheide. Auf der rechten Seite sieht man, daß dieselbe überall gleichmäßig ausgebildet ist und nirgends Andeutungen von einzelnen Wirbelkörpern aufweist. Auf der linken Seite, die etwas mehr dorsal getroffen ist, bemerkt man an dem lateralen Rande in jedem Körpersegment die ein wenig in die Chordascheide hineinreichenden Basen der oberen kranialen Bogenstücke (ob_1). fs_1 „Elastica interna". (Die Führungslinie müßte etwas weiter nach links bis in den hellen Saum hineinreichen.) Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie auf Fig. 192.

und dorsale dem kaudalen. Die Annahme ist nicht völlig von der Hand zu weisen, daß diese Sonderung jedes einem Segment zuzurechnenden Abschnittes der Wirbelsäule durch die Bogenanlage in einen vorderen und einen hinteren Teil auch bei Callorhynchus bedingt wird durch eine von vornherein schon im ursprünglichen Sklerotom bestehende Trennung. Namentlich im Hinblick auf höhere Formen (z. B. Reptilien), bei denen eine derartige Scheidung des Sklerotoms durch die Ursegmentspalte in ein kraniales und ein kaudales Stück deutlich nachweisbar ist, kann man sich des Gedankens nicht entschlagen, daß diese Tendenz zur Teilung auch bei Callorhynchus schon in frühester Zeit im Sklerotom scheinbar latent vorhanden ist, um dann beim Auftreten der Bogenanlagen — oder Skleromeren, wie man diese aus dem Sklerotom entstandenen metameren Stücke in Analogie mit den Myomeren wohl nennen kann — wirklich erst augenfällig zu werden.

Außerdem ist es nicht ausgeschlossen, daß sich vielleicht auch bei Holocephalen an dafür geeignetem Material Andeutungen einer solchen Ursegmentsspalte noch werden nachweisen lassen, wie ja auch bei Squaliden die von C. Rabl an der entsprechenden Stelle gefundene Ausstülpung des Ursegments als etwas Aehnliches aufzufassen ist. —

Indem wir vorläufig die weitere Entwickelung der Bogenanlagen noch nicht berücksichtigen, wenden wir uns zunächst Vorgängen zu, die mittlerweile in den Chordascheiden sich bemerkbar gemacht haben. Wir verließen diese, nachdem wir sowohl die Ausbildung der elastischen als auch der Faserscheide verfolgt hatten; Zellen waren bis dahin in letzterer noch nicht enthalten.

Nach dem ersten Auftreten der Bogenanlagen in den vier der Chorda peripher aufsitzenden Längsleisten — die Faserscheide hat um diese Zeit eine Dicke erreicht, welche etwa dem Kerndurchmesser einer der Perichordalzellen gleichkommt — beginnen einige Zellen oder, was wohl richtiger ist, einige ihrer offenbar nur mit ganz geringen Protoplasmamassen umgebenen Kerne, die der Chordascheide zunächst liegen, in diese einzudringen (Fig. 182 u. 189). Es mag dabei unentschieden bleiben, ob die elastische Scheide erst durch das Eindringen der Kerne durchlöchert wird, oder ob sie es bereits vorher war, jedenfalls zeigt sie um diese Zeit unterhalb der ihr aufliegenden Bogenbasen zahlreiche Lücken.

Anfangs sind diese eindringenden Zellen oder Kerne noch keineswegs Knorpelzellen — wie es wohl bei anderen Formen behauptet wurde — sondern gehören den diesen in der Entwickelung vorhergehenden Bindegewebszellen an; allerdings dauert die Einwanderung auch nach der Umwandlung der Bogenstücke in Knorpel noch fort.

Die eingewanderten Kerne nehmen, nachdem sie in die Faserscheide gelangt sind, eine längliche, spindelförmige, oft aber auch geradezu fadenförmige Gestalt an; sie wenden sich dabei anfangs vornehmlich der Mitte der Faserscheide zu. Diese zeigt in jenem Stadium im Bereiche der Bogenanlagen — etwas später auch in den übrigen Teilen — keine durchweg gleichartige Ausbildung. Man kann dort an ihr nämlich zwei fast gleich dicke Lagen unterscheiden (Fig. 189), eine innere, der epitheliomorphen Rindenschicht der Chorda unmittelbar anliegende, die sich durch eine ungemein zarte, aber regelmäßige, konzentrische Streifung auszeichnet, als wäre sie aus den feinsten Lamellen zusammengesetzt, und eine äußere; letztere zeigt auf dem Querschnitt statt der konzentrischen eine völlig unregelmäßige Zeichnung, als ob sie angefüllt wäre von zahlreichen feinsten Vakuolen, und ist offenbar bedeutend lockerer gefügt und besitzt keine so große Festigkeit wie die innere Schicht. Die eindringenden Zellen begeben sich nun, wie gesagt, zunächst zum großen Teil zwischen die beiden eben geschilderten Lagen der Faserscheide, wodurch die Abgrenzung derselben voneinander noch schärfer wird; dann verteilen sie sich aber auch und zwar ziemlich gleichmäßig in der oberen lockeren Schicht. Von hier aus schreiten sie weiter auch in die Partieen der Scheide ein, die nicht nur an den Bogenanlagen, sondern auch außerhalb derselben sich befinden, so daß sie endlich die Chorda in einem geschlossenen Kreise umgeben. Da sie an keiner Stelle in die innere Schicht eindringen, sondern sie stets frei lassen, so besteht von nun an die Faserscheide, und zwar dauernd, aus einer äußeren zellenhaltigen Schicht und aus einer inneren zellenfreien; letztere ist die sogenannte Elastica interna. Diese

Fig. 194.

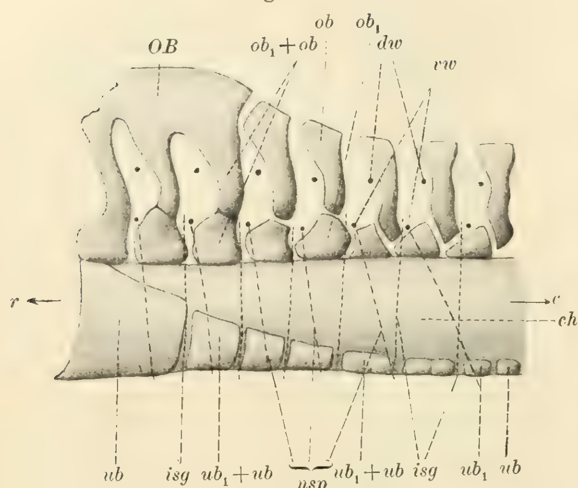


Fig. 195.

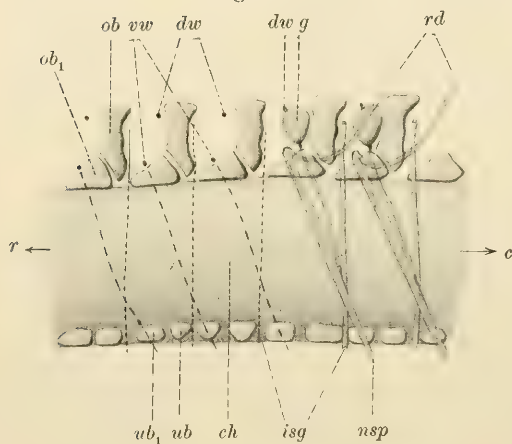
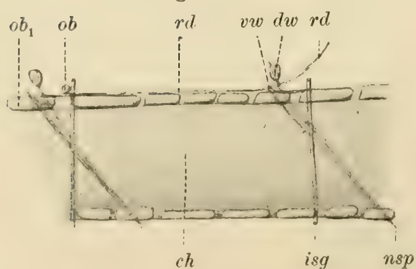


Fig. 197.



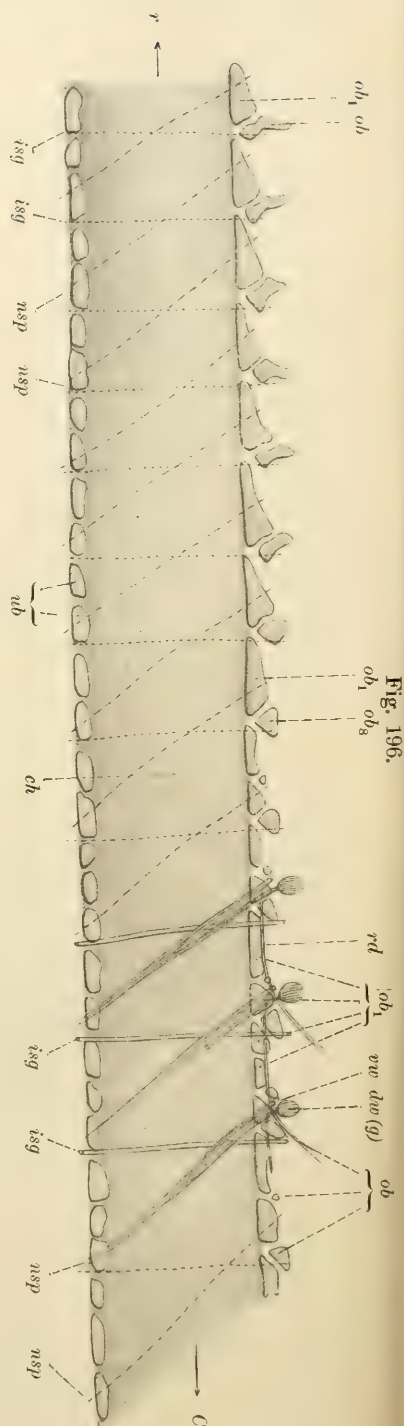


Fig. 196.

Fig. 194—197. Teile der Wirbelsäule eines 10 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 12mal. Fig. 194 stellt ein Stück aus dem vordersten Abschnitt der Wirbelsäule dar; vorn fehlen nur noch einige Segmente bis zum Occipitalgelenk. Fig. 195 zeigt einen Abschnitt aus dem mittleren Rumpf. Fig. 196 bildet den vordersten Teil des Schwanzes ab (mit dem ersten rostralen Segment beginnt gerade der Schwanz) und Fig. 197 einen weiter kaudalwärts gelegenen Teil desselben. *r* rostral oder kranial. *c* kaudal. *ch* Chorda mit der sie umgebenden Scheide. ob_1 kraniales, *ob* kaudales oberes Bogenstück. In Fig. 195 sind dieselben äußerst regelmäßig ausgebildet. In Fig. 194 sieht man, wie das kaudale Stück *(ob)* allmählich auf das kraniale heraufrückt und endlich mit diesem vollständig verschmilzt. Die daraus entstandenen Bögen $(ob_1 + ob)$ verschmelzen dann ebenfalls noch miteinander — auch an der dorsalen Seite — und bilden ein einheitliches Stück *(OB)*, an dem sich vorn der Rückenstachel einlenkt. Am Schwanze bemerkt man das allmähliche Kleinerwerden des kaudalen Bogenstückes (Fig. 196) und sein schließliches Verschwinden (Fig. 197). *ub* und ub_1 untere Bögen. In der mittleren Körperpartie und am Anfang des Schwanzes (Fig. 195 und 196) sind sie in jedem Segment regelmäßig in der doppelten Zahl vorhanden. In der Nähe des Schädels (Fig. 194) verschmelzen die innerhalb eines Segmentes gelegenen unteren Bogenstücke miteinander, werden dabei gleichzeitig größer, umwachsen die Chorda weiter nach oben und verschmelzen schließlich mit den untereinander verwachsenen oberen Bögen, nachdem auch sie vorher zu einem einheitlichen Knorpelstück sich zusammengefügt haben. Am Schwanzende werden die unteren Bögen auch schon beim Embryo unregelmäßig (Fig. 197). *isp* Spinalnerv. *vw* ventrale (motorische), *dw* dorsale (sensible) Wurzel desselben mit Ganglion *(g)*. *rd* Ramus dorsalis der ventralen Wurzel, in die Gegend des Ganglions des darauf folgenden Spinalnerven ziehend. Die Spinalnerven sind zum größten Teil nicht ausgezeichnet, sondern nur durch Punktierung des Verlaufes der ventralen Wurzel angedeutet. In dem zwischen je zwei Spinalnerven gelegenen Raum („Neuromer“) befinden sich im Rumpf und Anfang des Schwanzes stets zwei obere und zwei untere Bogenstücke. Vom 8. Schwanzsegment an (ob^8) finden sich weiter kaudalwärts zunächst zweimal zwei, dann dreimal zwei uud schließlich eine ganze Anzahl oberer Bogenstücke (Diplo- und Polyspondylie). *isg* Intersegmentalgefäße, meistens nur durch eine punktierte Linie angedeutet; etwas kranial von ihnen verlaufen die (nicht gezeichneten) Myosepten. Aus ihrer Lage kann man die Grenzen der ursprünglichen Ursegmente entnehmen. Zwischen je zwei Intersegmentalgefäßen liegen ebenso, wie es bei den Nerven der Fall ist, anfangs stets je zwei, vom 8. Schwanzsegment an aber zweimal zwei, dreimal zwei und schließlich viele Bogenstücke. Man beachte die kranialkaudalwärts immer weiter dorsal verlegte Kreuzungsstelle der Spinalnerven mit den Intersegmentalgefäßen.

ist also weiter nichts als der innere, von den Zellen frei gelassene Teil der Faserscheide und stellt offenbar die jüngsten, von dem Chordaepithel zuletzt abgeschiedenen Partieen derselben dar (Fig. 189 u. 190). In Uebereinstimmung mit dem auf einigen Entwickelungsstadien äußerst üppig ausgebildeten Chordaepithel (Fig. 190) ist die Elastica interna bei Callorhynchus meistens von großer Mächtigkeit und wird erst bei zunehmendem Alter undeutlicher.

Die Chordascheide hat nunmehr gegen früher eine tiefgehende Veränderung erfahren, sie ist zellhaltig geworden und hat damit den Cyclostomen gegenüber einen höheren Grad der Entwickelung erreicht (in Bezug hierauf und im Vergleich mit ihrem vorangegangenen, primären zellenlosen Zustand könnte man sie jetzt auch als sekundäre Chordascheide bezeichnen). Peripher wird sie scharf begrenzt von der Elastica externa und centralwärts gegen die Chorda hin weniger distinkt durch die „Elastica interna“, beides zellenlose Schichten, deren Entstehung wir ja oben verfolgt haben. Die zwischen ihnen gelegene zellenhaltige Partie vergrößert sich bald außerordentlich, was sowohl auf Rechnung der immer zahlreicher einwandernden Zellen als auch der zunehmenden Grundsubstanz der Faserscheide zu setzen ist, obgleich diese während des Embryonallebens den Zellen gegenüber ganz bedeutend an Mächtigkeit nachsteht.

Das Einwandern der Zellen nimmt auch dann nicht ab, wenn schon längst an den bis dahin bindegewebigen Bogenanlagen die Umwandlung in Knorpel sich vollzogen hat (Fig. 190). Uebrigens ist es dabei auch sehr wahrscheinlich, daß sich die Zellen der Faserscheide nicht durch diese Einwanderung allein, sondern auch durch Teilung an Ort und Stelle vermehren.

In der Grundsubstanz der Chordascheide erscheinen, je älter der Embryo wird, desto deutlicher Fasern, deren Herkunft unsicher bleiben muß. (Man vergleiche übrigens die bei den Cyclostomen hierüber gemachten Mitteilungen.)

Es ist von Bedeutung, darauf hinzuweisen, daß die beschriebenen, in der Chordascheide stattfindenden Veränderungen sich in kranialkaudaler Richtung gleichartig vollziehen. Die von den Bogen aus eindringenden Zellen breiten sich völlig gleichmäßig in der Längsrichtung hin aus; es ist, abgesehen von den unmittelbar den Bogen anliegenden Stellen (Fig. 193) kein Unterschied vorhanden zwischen den innerhalb oder außerhalb des Bereiches der Bogen gelegenen Partieen, und so kommt es daher auch nicht einmal zu einer Andeutung von intervertebralen und vertebralen Zonen (Wirbelkörpern) innerhalb der Chordascheide, und von irgend einer Segmentierung ist dort nichts zu erkennen.

Während eine solche Differenzierung nach der longitudinalen Richtung hin fehlt, macht sie sich an dem eingewanderten Zellmaterial aber sehr bald bemerkbar, je nachdem dieses mehr peripher- oder mehr centralwärts gelagert ist (Fig. 190). Die peripheren Zellen sind kürzer und dicker, die centralen länger und noch mehr spindelförmig. Diese beiden Zonen in der Chordascheide unterscheiden sich bei älteren Embryonen außerordentlich deutlich voneinander; die äußere derselben entspricht zweifellos der Außenzone der Wirbelkörper bei den Squaliden, wie wir sie später dort kennen lernen werden, und die innere ist beim Embryo der Innen- und Mittelzone derselben zusammengenommen gleichzusetzen. Von einer Mittelzone selbst kann man erst bei älteren Tieren sprechen, und namentlich bei Chimaera, wenn sich dort zwischen der inneren und äußeren Zone eine Schicht bildet, in welcher sich Kalksalze ablagern, wobei es dann zur Ausbildung der noch später zu erwähnenden Kalkringe kommt.

Es ist jedenfalls in hohem Grade bemerkenswert, daß bereits hier bei den Holocephalen, bei denen einzelne Wirbelkörper noch durchaus nicht vorhanden sind, dennoch schon derartige Differenzierungen auftreten, die nicht nur zu den Squaliden, sondern auch zu den höchsten Vertebratenformen hinüberleiten, worüber weiter unten noch gehandelt werden wird.

Die meisten der bis jetzt an der Chorda erwähnten Vorgänge spielen sich auf ihrer ganzen Länge ab; so finden wir sie denn auch in dem im Schädel steckenden Abschnitt, abgesehen von ihrem äußersten Ende, das einer baldigen völligen Rückbildung anheimfällt (vergl. Froriep 1902), sowohl von einer gut ausgebildeten Elastica externa als auch von einer Faserscheide umgeben. In letztere wandern auch hier von den sie umschließenden Knorpelmassen aus, Zellen hinein, und zwar vornehmlich — wenn auch nicht ausschließlich — ebenso wie an der Wirbelsäule von vier, oberem und unterem Bogen entsprechenden, Punkten aus. Eine Elastica interna ist dann ebenfalls deutlich nachweisbar.

Hingewiesen möge endlich noch auf ein Organ werden, dessen Bedeutung bei Callorhynchus ebenso rätselhaft bleibt wie bei den anderen Vertebraten, bei denen es bis jetzt beobachtet wurde, nämlich auf die sogenannte Hypochorda oder Subchorda. Diese besteht aus einem soliden, mehr oder weniger runden, im Querschnitt nur aus wenigen Zellen zusammengesetzten Strang, der sich aus dem am meisten dorsal gelegenen Teil der Darmwand abspaltet und anfangs zwischen dieser und der Chorda, später zwischen der Aorta und der Chorda gelegen ist (Fig. 183—185). In der Zeit ihrer höchsten Entwickelung ist die Hypochorda ebenfalls mit einer cuticularen Scheide umgeben, die Aehnlichkeit besitzt mit der Elastica externa der Chorda und färbenden Reagentien gegenüber sich ebenso verhält wie diese. Schon sehr frühzeitig wird die Hypochorda wieder zurückgebildet und verschwindet, ohne irgend eine Spur hinterlassen oder an der Bildung irgend eines anderen Organs teilgenommen zu haben.

Wenden wir uns nunmehr wieder der Betrachtung der oberen und unteren Bögen zu! Wir sahen, daß sie sich zu je zwei an jeder Seite innerhalb eines Segmentes anlegten; allmählich werden sie knorpelig und bei Embryonen eines mittleren Entwickelungsstadiums (Fig. 194—197) sind die oberen Bogenstücke derart ausgebildet, daß das eine unter ihnen, von fast dreieckiger Form und niedriger Gestalt, mit breiter Basis der Chordascheide aufsitzt, während das andere, lang und schmal, seitlich von dem Nervenrohr sich hoch emporreckt, dagegen ventral nicht mehr in unmittelbarer Verbindung mit jener steht.

An dieses längere Stück, und zwar nahe seiner kaudalen Kante, setzt sich das Myoseptum an, das zwei benachbarte Myomeren trennt, ihnen gleichzeitig aber auch Halt gewährt. Durch die Vermittelung des Myoseptums und des langen Bogenstückes wird somit vornehmlich die Wirkung der Muskelfaser auf das axiale Skelett übertragen. Es sind das Verhältnisse, die auch bei anderen Formen mit doppelten und different ausgebildeten Bogenstücken stets wiederkehren.

Bei erwachsenen Holocephalen (Fig. 200) wurde von J. Müller (1834) das lange, schmale Knorpelstück als Bogen, das niedere, breite, als Intercalare bezeichnet, während von Goette, Hasse u. A. gerade das letztere für den wirklichen Bogen, und das andere für das Schaltstück gehalten wurde. Es dürfte sich empfehlen, beide Bezeichnungen lieber zu vermeiden. Beide Stücke sind Komponenten des Bogens, erst beide zusammen bilden ihn. Sie sind, wie ein eingehendes Studium der Vertebraten zeigt, Bausteine, die in der verschiedensten Weise bei der Konstruktion des Bogengewölbes Verwendung finden können. Bald sind es beide, die dazu fast gleichmäßig benutzt werden, bald dient vorwiegend der eine, bald der andere für diesen Zweck. Dann wieder verschmelzen sie miteinander, und zwar so, daß sowohl Stücke desselben Segments als auch zweier verschiedener, benachbarter zusammengefügt werden. Endlich kann auch eins gänzlich der Rückbildung anheimfallen und wiederum derart, daß bald das eine, bald das andere verschwindet. Das Studium aller dieser Variationen ist jedenfalls eine der anziehendsten Aufgaben der vergleichenden Anatomie und dürfte in Zukunft noch häufigere Beachtung finden.

Die unteren Bögen (Fig. 191, 194—198) sind bei Callorhynchus anfangs in fast völlig gleichmäßiger Ausbildung vorhanden, und zwar

finden auch sie sich auf jeder Seite in doppelter Anzahl; es sind zwei kleine, in kranial-kaudaler Richtung mehr oder weniger längliche Knorpelstücke, die beide der Chordascheide aufsitzen. Im Bereich des Schwanzes sind sie der Medianlinie mehr genähert und bilden mit dem nicht in Knorpel umgewandelten, sondern membranös bleibenden Abschnitte der Bögen einen Kaudalkanal zur Aufnahme der Aorta und der Kardinalvenen, wogegen sie im Rumpfe entsprechend der weiten Leibeshöhle auseinanderweichen.

Kaum erwähnt zu werden braucht es wohl, daß der häutig bleibende Teil der Wirbelsäule sowohl die dorsalen als auch die ventralen in ihr entstandenen Knorpelstücke seitlich miteinander verbindet und sie zu einem zusammenhängenden Kanal vereinigt, der erst dadurch seinen Zweck, Schutz den von ihm eingeschlossenen Organen und Stütze den sich an ihn heftenden Muskeln zu gewähren, völlig erfüllen kann. Während bei den Cyclostomen die häutige Wirbelsäule diese Aufgabe noch fast ausschließlich übernimmt, wird sie ihr bei Callorhynchus schon beträchtlich durch die Knorpelbögen abgenommen, was fortan bei den höheren Formen in fortwährend zunehmendem Maße der Fall ist.

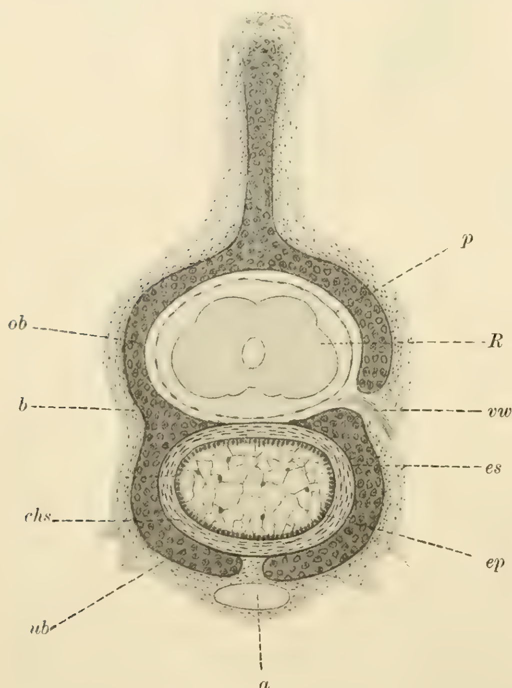


Fig. 198. Querschnitt durch den vordersten Teil der Wirbelsäule eines 8,5 cm langen Callorhynchus-Embryos. Vergr. 27 mal. (Die Details sind bei stärkerer Vergrößerung eingezeichnet.) Obere und untere Bögen miteinander verwachsen. Die oberen Bögen sind außerdem nicht nur dorsal verschmolzen, sondern bilden auch eine Art Dornfortsatz. Die unteren Bögen sind ventral noch voneinander getrennt; einige Schnitte weiter nach vorn verwachsen sie dort ebenfalls. *vw* ventrale Nervenwurzel. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 191.

Verfolgt man die Lage der Blutgefäße und der Nerven zu den knorpeligen Bogenstücken, so findet man (Fig. 192 bis 196), daß die Intersegmentalgefäße unmittelbar kaudal von den längeren, der Chorda nicht aufsitzenden oberen Bogenstücken (*ob*) verlaufen, fast senkrecht die Chorda mit ihren Scheiden ventralwärts überschreiten und dann immer je zwei der unteren Bogenstücke von den nächstfolgenden zwei trennen; sie liegen dabei entweder innerhalb der Myosepten oder dicht an ihrer kaudalen Grenze. Beide Wurzeln des Spinalnerven entspringen oberhalb des kleineren der beiden neuralen Bogenstücke (Fig. 194 und 195), und zwar tritt die motorische (ventrale) Wurzel etwas kaudal von dem intersegmentalen

Blutgefäß hervor, während die sensible (dorsale) nicht nur mehr dorsal, sondern auch weiter kaudal hervorkommt.

Daß die letztere zunächst zu einem nicht unbedeutenden Ganglion anschwillt und sich erst nach ziemlich langem Verlauf mit der motorischen vereinigt, wurde bereits früher geschildert, wie auch darauf aufmerksam gemacht worden ist, daß der Verlauf der Spinalnerven im Bereich der Chorda und ihrer Scheide im vordersten Teil des Rumpfes fast senkrecht ist, während er weiter nach hinten davon immer mehr und mehr kaudal abweicht, so daß das nächstfolgende Intersegmentalgefäß bald von den Nerven überschritten wird; und

Fig. 199.

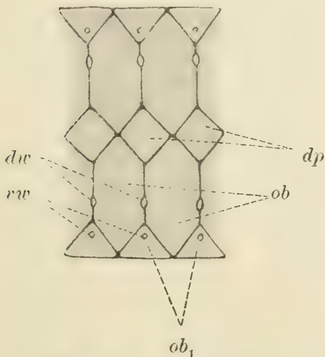


Fig. 200.

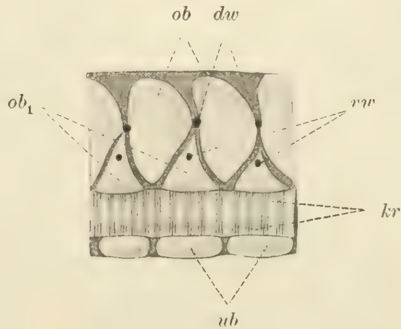


Fig. 199. Obere Bögen u. s. w. aus der vorderen Region der Wirbelsäule einer etwa 15 cm langen Chimaera. Das Präparat ist so gewonnen, daß die beiderseitigen Bögen von der Chordascheide abgeschnitten, platt ausgebreitet und dann von oben gezeichnet wurden. *ob* kaudale, ob_1 rostrale obere Bögen. *dp* Deckplatten oder Schlußstücke (J. Müller). *vw* Austritt der ventralen Nervenwurzeln (das kraniale Bogenstück durchbohrend). *dw* Austritt der dorsalen Nervenwurzel.

Fig. 200. Stück der Rumpfwirbelsäule einer erwachsenen Chimaera (nach Hasse, unter Veränderung der Bezeichnungen). *ob* kaudale, ob_1 kraniale obere Bögen. *ub* untere Bögen. *vw* Austritt der ventralen, *dw* Austritt der dorsalen Nervenwurzel. *kr* Kalkringe in der Chordascheide.

zwar verschiebt sich je weiter nach dem Schwanze hin in desto höherem Grade der Schnittpunkt zwischen Nerv und Gefäß dorsalwärts (Fig. 194 bis 197).

Vergleicht man diese Verhältnisse mit denen, wie sie bei den Cyclostomen — im besonderen im Schwanze von Petromyzon — vorkommen, so ist es nicht schwer, direkte Anknüpfungspunkte zwischen diesen beiden Formen zu finden.

Denkt man sich bei Callorhynchus (Fig. 195) das kleinere der beiden Bogenstücke (ob_1) schmaler, dafür aber länger und die Austrittsstelle der beiden Nervenwurzeln noch etwas mehr kranial- und kaudalwärts auseinandergerückt, so würde der motorische und der sensible Nervenstamm durch dieses Knorpelstück voneinander getrennt sein, und man hätte dann denselben Zustand vor sich, wie bei Petromyzon, abgesehen davon, daß sich die beiden Wurzeln bei Callorhynchus schon während ihres Verlaufes über die Chorda hin miteinander vereinigen, was bei Petromyzon nicht der Fall ist. Die Uebereinstimmung wird noch größer, wenn man jüngere Stadien zu Rate zieht. Auf der in Fig. 192 dargestellten Abbildung sieht man, wie die motorische

Wurzel unmittelbar hinter dem segmentalen Blutgefäß und damit gleichzeitig auch hinter dem größeren der beiden Bogenstücke heraustritt, während thatsächlich der sensible Nerv zwischen ihnen liegt.

Nach Erwägung dieser Verhältnisse und vor allem auch aus dem Verlauf der Blutgefäße, von denen man annehmen muß, daß sie noch dieselbe Lage besitzen, wie sie sie von Anfang an innehatten, als in den Sklerotomen noch keine Bogenanlagen aufgetreten waren, und sie scharf die Grenzen der ursprünglichen Ursegmente anzeigten — es ist kein Grund vorhanden, anzunehmen, daß sie sich mittlerweile verschoben haben sollten —, sieht man sich zur Annahme gezwungen, daß das kleinere der beiden oberen Bogenstücke (ob_1), welches mit breiter Basis der Chorda aufsitzt, aus dem kranialen Teil des Sklerotoms entstanden ist, das zweite, an welches sich das Myoseptum ansetzt, und an dessen kaudaler Seite das Blutgefäß verläuft (ob), aus dem kaudalen; demnach wird fortan das erste als kraniales Bogenstück (ob_1), das zweite als kaudales (ob) bezeichnet werden.

Schon jetzt mag darauf hingewiesen werden, daß von nun an bei allen Vertebraten dieselben Verhältnisse wiederkehren. Fast immer ist das kaudale Stück das größere und dient zur Anheftung des Myoseptums; das kraniale dagegen ist in der Regel das kleinere, wie es auch dasjenige ist, welches bei den höheren Vertebraten oft einer mehr oder weniger vollständigen Rückbildung anheimfällt. Immer verläuft das intersegmentale Blutgefäß an der kaudalen Seite des kaudalen (größeren) Bogenstückes (ob); immer tritt hinter diesem auch die motorische Nervenwurzel heraus, während die sensible (oder das spinale Ganglion) entweder dorsal oder bisweilen auch kaudal von dem kranialen (kleineren, ob_1) gelegen ist.

Bei den Formen, bei welchen eine Verschmelzung der beiden Bogen- bezw. Wirbelkomponenten zu einem Stück erfolgt, kann dieses so geschehen, daß entweder die zu demselben Segment gehörigen Stücke sich zusammenfügen ($ob_1 + ob$) — so z. B. bei den vordersten Wirbeln von Callorhynchus, wie wir es gleich noch sehen werden, den meisten Wirbeln von Amia etc. — oder derart, daß sich das kaudale Stück des einen Segmentes mit dem kranialen des nächstfolgenden verbindet ($ob + ob_1$), wie es z. B. bei den Amphibien und den Amnioten der Fall ist.

Bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist eine andere als die oben gegebene Deutung der Bogenstücke nicht möglich: das Kriterium, welches wir aus der Lage der Blutgefäße, des Myoseptums und auch der Nerven gewonnen haben, läßt sie am wahrscheinlichsten erscheinen. Jeder Versuch einer anderen Auslegung, die vornehmlich darauf hinauslaufen würde, die Stücke gerade mit den entgegengesetzten Bezeichnungen zu belegen — also das, was oben als kraniale Bögen hingestellt wurde, als kaudale zu benennen und umgekehrt — mißglückt. Man müßte hierzu eine — namentlich bei den höheren Formen — ganz gewaltige kaudale Verschiebung des Myoseptums und der Intersegmentalgefäße gegenüber ihrem ursprünglichen Verhalten annehmen, die ganz unwahrscheinlich ist und die z. B. mit den bei den Amnioten gerade in den frühesten Stadien gemachten Befunden sich nicht vereinigen läßt. Gesetzt aber auch den Fall, man hätte eine Auffassung, die der oben gegebenen entgegengesetzt ist, angenommen, so hätte man dadurch allerdings unter anderem erreicht, daß sich die Wirbel der höheren Vertebraten aus einem und demselben der ur-

sprünglichen Sklerotome (und nicht aus je einer Hälfte zweier benachbarter) ableiten ließen, müßte dann aber gerade die Erklärungsweise, die man dabei hier vermieden hat, bei anderen Formen (Callorhynchus, Amia etc.) statt dessen wieder anwenden.

Man braucht trotzdem aber nicht zu vergessen, daß die Kenntnisse der Lage von Blutgefäßen, Nerven, Myosepten und Bogenstücken zu einander und der Versuch einer Homologisierung der letzteren bei den verschiedenen Formen zum großen Teil nur auf den zum Zweck der vorliegenden Abhandlung und einer einheitlichen Auffassung des Bauplanes der Wirbelsäule in der ganzen Vertebratenreihe gemachten Studien beruhen. Den endgiltigen Entscheid in diesen Fragen müssen erst zahlreichere, die Kraft eines einzelnen übersteigende Untersuchungen erbringen, die an den verschiedensten Objekten, und zwar von ganz frühen Stadien an, in ununterbrochener Reihenfolge ausgeführt werden müßten; hier mag es genügen, den Weg gewiesen zu haben.

Um wieder zu Callorhynchus zurückzukehren, so verhalten sich in der Weise, wie es vorher geschildert wurde, die oberen und unteren Bogenstücke in dem größten Teil des Rumpfes und im Anfang des Schwanzes; in der vordersten Rumpfpartie dagegen tritt hierin eine Aenderung ein. Das kaudale obere Bogenstück verändert seine Lage (Fig. 194) und rückt allmählich von hinten nach vorn derart auf das kraniale herauf, daß es nun dorsal von ihm gelegen ist. Schließlich verschmilzt es mit diesem, und zwar schon in ziemlich frühen Embryonalstadien; dann ist also nur ein Bogenstück vorhanden, dem man es von vornherein ohne Kenntnis der vorhergehenden, rasch verlaufenden Entwickelungsstufen nicht ansehen kann, daß es sich in Wirklichkeit aus zwei zusammensetzt. Es ist von Bedeutung, darauf hinzuweisen, daß sich hier der definitive Wirbelbogen gemäß den an die Lage der Intersegmentalgefäße etc. kurz vorher geknüpften Erörterungen aus den beiden Stücken des gleichen, ursprünglichen Sklerotoms (und nicht aus den Hälften zweier benachbarter) bildet. Diese derart zusammengesetzten oberen Bögen der rechten und linken Seite verschmelzen dann später dorsal von dem Rückenmark — was bei allen übrigen Wirbelbogen sonst nicht der Fall ist — und außerdem auch noch seitlich zum größten Teil miteinander, so daß je nach dem Alter des Individuums hier nur mehr oder weniger große Lücken zum Durchtritt der Nerven übrig bleiben, aus deren Zahl man auch noch später konstatieren kann, daß 12—13 Segmenten angehörigen Bogenstücke zu einer Knorpelmasse sich vereinigt haben, die hauptsächlich dazu dient, um dem großen sich hier einfügenden Rückenstachel Halt zu gewähren.

Aber auch die unteren Bögen verwachsen frühzeitig an dieser Stelle; zunächst sind es nur die beiden Stücke desselben Segmentes (Fig. 194), die zu einem zusammenfließen, an dem oft noch eine Furche seine Entstehung andeutet; dann aber verschmelzen auch diese wieder miteinander zu einer völlig unsegmentierten Knorpelmasse. Dabei umwachsen sie gleichzeitig allmählich ventral-dorsalwärts die Chorda samt ihrer Scheide und stoßen endlich mit einer ähnlichen dorsal-ventralwärts sich erstreckenden, von den oberen Bögen ausgehenden Umwachsung zusammen (Fig. 194—197), so daß dann hier nicht allein Wirbelbögen vorhanden sind, sondern thatsächlich auch Wirbelkörper, nur mit dem Unterschied, daß diese nicht voneinander

getrennt, sondern bereits miteinander verschmolzen in die Erscheinung treten.

Es ist sehr beachtenswert, daß an dieser Stelle, an welcher an die Leistungsfähigkeit der Wirbelsäule, im besonderen an ihre Festigkeit größere Ansprüche gestellt werden, diese dadurch auch sofort einen höheren Grad der Ausbildung erfährt, wobei Verhältnisse geschaffen werden, die wirklich bereits an höhere Vertebraten erinnern. Wir trafen sogar schon bei den Cyclostomen in dieser Region die ersten Anläufe zur Umwachsung der Chorda seitens der Bogenbasen, bei Callorhynchus ist sie durchgeführt und bei den Knorpelganoiden sowie den Dipneusten, ebenfalls Formen, an deren Wirbelsäule im übrigen auch nur obere und untere Bögen, aber noch keine richtigen Wirbelkörper vorkommen, werden wir demselben Vorgang begegnen.

Bedeutende Abweichungen weist die Wirbelsäule auch am Schwanze, und namentlich in seinem hinteren Abschnitt auf. Während im Rumpf und auch noch im vorderen Schwanzteil äußerst regelmäßig je zwei obere und untere Bögen in einem Segment liegen, und somit einen, abgesehen von dem fehlenden Körper vollständigen Wirbel bilden, ist das weiter hinten nicht mehr der Fall. Zunächst wird das kaudale obere Bogenstück allmählich immer kleiner (Fig. 196 und 197) und verschwindet schließlich völlig; gleichzeitig damit werden die unteren unregelmäßig und stimmen mit den oberen weder in der Zahl noch in der Lage überein. Damit Hand in Hand geht eine wichtige Veränderung in der Beziehung der intersegmentalen Blutgefäße sowie der Nerven zu den Knorpelstücken vor sich. Die ersteren teilten vorher regelmäßig je ein Bogenpaar von dem anderen ab, während die letzteren ebenfalls auch immer nur zu je einem Paar gehörten. Das ändert sich mit dem Kleinerwerden der Bogenstücke im allgemeinen und dem Verschwinden des kaudalen oberen Bogens im besonderen. Zunächst liegen die Intersegmentalgefäße zwischen je zwei Bogenpaaren (in Fig. 196 vom 8. Schwanzsegment an), dann zwischen je drei und schließlich zwischen einer so großen Anzahl von Knorpelstücken, daß dieselben sicher 5 oder 6 Bogenpaaren entsprechen (Fig. 197).

Gleichen Schritt damit hält der Spinalnerv; er überschlägt genau ebensoviele Bogenstücke wie das Intersegmentalgefäß, so daß zu einem „Neuromer" nicht mehr wie früher ein Paar, sondern zwei, drei und mehr Knorpelpaare gehören. Die Lage des Nerven zum Blutgefäß bleibt dabei dieselbe wie vorher; auch jetzt entspringt er oberhalb des dem Gefäß unmittelbar vorhergehenden kranialen Bogenstückes — soweit dieses sich als solches noch erkennen läßt — und nicht etwa oberhalb eines der anderen, weiter kranialwärts gelegenen derartigen Knorpels (Fig. 196, 197). Der dorsale Ast des motorischen Nerven behält ebenfalls seine alte Richtung nach dem nächsten kaudalwärts folgenden Spinalganglion bei und ist zu diesem Zwecke gezwungen, eine lange Strecke weit dicht oberhalb einer ganzen Reihe neuraler Knorpelstücke einen völlig horizontalen Verlauf zu nehmen (Fig. 197).

Daran anknüpfend, dürfte hier der Platz sein, auf die sogenannte Diplo- und Polyspondylie (Hasse) etwas näher einzugehen.

Durch die Untersuchungen von J. Müller (1834), A. Kölliker (1860), A. Duméril (1865), A. Goette (1875, 1878 etc.), H. v. Jhe-

RING (1878 und 1878*), C. HASSE (1879—1882), P. MAYER (1886) u. A. wurde vornehmlich bei Selachiern die Thatsache festgestellt, daß die Zahl der Wirbel namentlich im Schwanze häufig nicht mit der Zahl der Myomeren resp. „Neuromeren" (den zwischen je 2 Spinalnerven gelegenen Körperabschnitten) übereinstimme, sondern daß auf jedes dieser Segmente je zwei (Diplospondylie) oder mehr Wirbel (Polyspondylie) kämen. Man kann jedoch nicht sagen, daß die Frage nach der Ursache dieser Erscheinung eine gleichmäßig befriedigende Antwort erhielt, was zum Teil auch darin seinen Grund hatte, daß man sich über das Verhältnis der „Bogenstücke" und der „Intercalaria" zu einander noch nicht ganz im klaren war und die letzteren in einen gewissen Gegensatz zu den ersteren stellte.

Daß der Grund nicht in einer nachträglichen Teilung ursprünglich einfacher Wirbel gesucht werden kann, mag zunächst festgestellt werden, wie das auch bereits von GOETTE KÖLLIKER gegenüber ganz richtig geschah.

Die Betrachtung der Holocephalenwirbelsäule, im besonderen die Entwickelung derselben bei Callorhynchus, trägt nun folgendes zur Beurteilung dieses Problems bei.

Die innerhalb eines Segmentes der mittleren Rumpfpartie befindlichen zwei Bogenstücke, resp. beiden Sklerotomhälften haben im Vergleich mit den höheren Vertebraten den Wert von Halbwirbeln; ein Schwanzwirbel z. B. von Sphenodon (abgesehen davon, daß er zwei Ursegmenten je zur Hälfte angehört), entspricht bezüglich der Bogen zwei Bogenstücken von Callorhynchus. Genau ebenso wie Callorhynchus sind alle die Fälle zu beurteilen, in welchen sich primär in jedem Segment zwei Bogenpaare dauernd vorfinden (Cyclostomen, Holocephalen, ein großer Teil der übrigen Selachier, Knorpelganoiden etc.). Jedes halbe Sklerotom hat ursprünglich die Fähigkeit, einen richtigen vollständigen Wirbel zu bilden. Bei Callorhynchus geschieht es noch nicht, da die Bögen für gewöhnlich die Chorda nicht umwachsen und es somit auch nicht zur Bildung fester Wirbelkörper kommt. Bei Amia jedoch findet es, wie wir später sehen werden, im größten Teil des Schwanzes in typischer Weise statt, und auch bei Selachiern scheint es vorzukommen, z. B. im Schwanze von Dasybatis (ROBIN 1847; P. MAYER 1886, Taf. XVIII, Fig. 3) und wahrscheinlich auch bei Heptanchus, bei dem die Wirbel der vorderen und hinteren Wirbelsäulenregion nur ein Paar Bögen, die der mittleren Region dagegen aber zwei Paar besitzen. Daher kann man mit Recht sagen, daß primär stets Diplospondylie herrscht, und daß erst durch Verschmelzung (z. B. vordere Rumpfsegmente bei Callorhynchus, Rumpfwirbel bei Amia etc.) oder durch Rückbildung, selbst völliges Verschwinden des zweiten Bogen- resp. Körperteiles (Amnioten) Monospondylie entsteht.

Etwas anderes als diese primäre Diplospondylie, bei der sich in einem ursprünglichen Segment resp. einem Sklerotom je zwei Bogenpaare, eventuell auch zwei vollständige Wirbel (Amia) finden, ist die Erscheinung, daß zu einem Myomer oder einem Neuromer Skelettteile vorhanden sind, die offenbar nicht aus einem, sondern aus zwei ursprünglichen Sklerotomen entstanden sind, und die meistens auch als Diplospondylie bezeichnet wird. In allen diesen Fällen sehen wir, daß in der Regel 4 obere Bogenstücke (bisweilen auch 4 untere) und mindestens zwei Wirbelkörper zu einem

von zwei Intersegmentalgefäßen begrenzten Muskelsegment gehören, und daß in einem solchen Bezirk auch nur ein Spinalnerv vorkommt. Solche Verhältnisse finden sich ebenfalls bei Callorhynchus (siehe in Fig. 196 die beiden rechts von *ob*[8] folgenden Segmente) und fast ausnahmslos im Schwanze alter Squaliden und Rajiden (Fig. 215b, 219, 220).

Es ist bei Callorhynchus auf den ersten Blick klar, daß ein derartiger Zustand unmöglich durch eine „Wirbelteilung“ oder eine nachträgliche „Einschaltung“ von Skelettstücken hervorgerufen ist, sondern allein durch eine im Laufe der Ontogenese sich vollziehende Reduktion von Myotomen bezw. durch die nachträgliche Verschmelzung zweier benachbarter Myomeren, die mitbedingt wird durch das Kleinerwerden der Sklerotome und durch das allmähliche Verschwinden einzelner sonst regelmäßig in ihnen entstehenden Skeletteile (in Fig. 196 des kaudalen Bogenstückes *ob*). Daß mit der Reduktion eines Myomers und dem Fortfall eines Myoseptums auch das darin liegende Intersegmentalgefäß verschwindet, ist einleuchtend; ob der fehlende Spinalnerv überhaupt nicht angelegt wird oder erst im Laufe der Entwickelung verloren geht, ist noch unbestimmt.

Uebrigens kann der Ausfall eines Myomers auch im Rumpf von Callorhynchus beobachtet werden, ohne daß dabei der dazu gehörige Spinalnerv ebenfalls zu verschwinden braucht (Fig. 192). Ebenso wie hier diese Erscheinung nur auf der einen Körperseite auftreten kann, während sie an der entsprechenden Stelle der anderen Seite nicht bemerkbar ist, so kann auch beim Beginn der Diplo- bezüglich Polyspondylie im Schwanze dieselbe auf der einen Seite bereits vorhanden sein, während sie an der anderen noch fehlt; alles Anzeichen, daß es sich thatsächlich um eine Reduktion von Myomeren handelt.

Es ist äußerst wahrscheinlich, daß dieses auch der Grund für die Diplospondylie (die, wie wir sahen, im Gegensatz zur primären Diplospondylie aber eigentlich eine Polyspondylie ist) der übrigen Selachier ist, und daß es sich auch bei diesen nicht um eine sekundäre Verdoppelung durch nachträgliche Teilung handelt (v. Kölliker), noch um eine spätere Einschiebung — Interkalation — derjenigen Wirbelstücke, welche der Nerven entbehren, so daß diese den nervenhaltigen gar nicht homolog, sondern nur analog wären (v. Jhering, Hasse).

Die ganz ausgesprochene Polyspondylie bei Callorhynchus, in der auf ein Neuromer bezw. Myomer eine so große Zahl von Skelettstücken kommt, daß zu ihrer Bildung nicht nur zwei ursprüngliche Sklerotome, sondern vielleicht fünf oder sechs beigetragen haben (Fig. 196 und 197), ist ebenfalls allein durch den in früheren oder späteren Entwickelungsstadien stattgefundenen Ausfall bezw. durch die Verschmelzung mehrerer Myomeren zu verstehen. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen wahrscheinlich bei den Selachierwirbeln vor, bei welchen zu einem Wirbelkörper eine ganze Reihe oberer Bogenstücke gehören, wie z. B. bei den Rumpfwirbeln von Mustelus laevis (Fig. 222).

Erklärlich wird dieser Vorgang dadurch, daß während der Ontogenese und auch noch während des späteren Wachstums offenbar eine Verkürzung einzelner axialer Körperpartieen, namentlich des Schwanzes eintritt. Während z. B. in frühen Stadien von Callorhynchus die Entfernung der Schwanzspitze vom After etwa $^3/_4$ der ganzen Körper-

länge ausmacht, beträgt sie später ungefähr nur die Hälfte derselben. Hierdurch wird eine Verkleinerung bezw. ein völliger Ausfall einzelner Sklerotome und der darin entstehenden Skelettstücke veranlaßt, womit dann wieder ein Verlust oder eine Verschmelzung verschiedener Myotome Hand in Hand geht. (Einen Ausfall von Metameren innerhalb des Selachierstammes hat P. Mayer 1886 ebenfalls, wenn auch von einer anderen Betrachtungsweise ausgehend, wahrscheinlich gemacht.) —

Aus der Entwickelung der Holocephalenwirbelsäule in späterer Zeit wäre noch folgendes zu erwähnen:

Die oberen Bögen, welche anfangs ziemlich weit voneinander abstanden (siehe die Figuren), dehnen sich später aus, so daß sie dicht zusammenschließen. Bei Callorhynchus z. B. nehmen dabei die kaudalen Bogenstücke an ihrer Basis, auf Horizontalschnitten gesehen, die Form eines Keiles an, dessen Spitze medial-, dessen breite Seite lateralwärts schaut.

Zwischen zwei solchen Stücken fügt sich dann der kraniale Bogen, dessen kraniale und kaudale Kanten sich dem benachbarten Keil entsprechend ebenfalls abgeschrägt haben, fest ein.

Durch das nahe Zusammenrücken der Bogenteile kommt es auch, daß die ventrale Nervenwurzel, welche vorher an der dorsalen Seite des kranialen Stückes zwischen diesem und dem vorhergehenden kaudalen Bogen heraustrat, jetzt oft umwachsen wird und dann den kranialen Knorpel durchbohrt.

Bei Chimaera wird am vorderen Ende der Wirbelsäule der Verschluß des Nervenrohres noch auf besondere Weise vervollständigt. Die kaudalen Bogenstücke besitzen hier — bei jüngeren Tieren — (Schauinsland) die Gestalt regelmäßiger länglicher Sechsecke, die mit je zwei Seiten aneinander stoßen, während die eine Spitze sich fest zwischen zwei kraniale Bogenstücke einfügt, die andere jedoch am Bogendach mit der Spitze des entsprechenden Stückes der anderen Seite zusammenstößt (Fig. 199). Auf diese Weise entstehen an der Firste des oberen Bogendaches rhombenförmige Lücken zwischen den kaudalen Bogenstücken, die anfangs von derselben faserigen Bindegewebsmasse (der häutigen Wirbelsäule) ausgefüllt sind, die auch sonst alle die Bogenstücke miteinander verbindet. Später jedoch bilden sich auch hier Knorpel. Diese von J. Müller (1834) bei alten Tieren Deckplatten oder Schlußstücke genannten Teile finden sich demnach nur in der Einzahl in jedem Segment, liegen in derselben Vertikalebene wie die kranialen Bogen und bewirken es, daß an diesen Stellen das Rückenmark von einem vollständigen knorpeligen Rohr eingeschlossen ist.

Die unteren Bögen, welche, wie wir bei Callorhynchus sahen, anfangs ganz regelmäßig zu je zwei in jedem Segment lagen, verlieren bei alten Individuen diese gleichmäßige Ausbildung. Sie können miteinander in der regellosesten Weise verschmelzen, entweder so, daß die beiden desselben Segmentes zusammenwachsen, oder der vordere mit dem hinteren des vorhergehenden Segmentes oder der hintere mit dem vorderen des nachfolgenden, oder zwei desselben Segmentes mit einem oder zwei der benachbarten Segmente. So kommt es, daß die unteren Bögen zunächst in ihrer Größe sehr verschieden sind, dann daß die der einen Seite ganz anders ausgebildet sein können als die der anderen, und endlich, daß sie weder mit den oberen Bogenstücken noch mit den ursprünglichen Segmenten übereinstimmen.

Am Schwanze können sie ventral miteinander verwachsen, so daß der Kaudalkanal zur Aufnahme der Gefäße rein knorpelig werden kann. Es finden sich in diesem Falle bei Chimaera (Hasse 1882) dann zwischen den unteren Bögen ebenfalls hyalinknorpelige Schlußstücke vor. (Uebrigens erscheinen die oberen Schlußstücke in dieser Gegend nach demselben Autor in einer solchen Gestalt, daß sie an Dornfortsätze erinnern.)

Gegenbaur (1862) beschrieb Kalkplättchen, welche als Belag der Bögen nicht nur an ihrer äußeren Oberfläche, sondern auch an ihrer Innenseite vorkämen. Dieses bereits stark an die Squaliden erinnernde Verhalten wurde von späteren Beobachtern nicht mehr aufgefunden, jedoch konnte neuerdings durch Schauinsland die Angabe Gegenbaur's an einer etwa 20 cm langen jungen Chimaera bestätigt werden.

Im Centrum der Chorda tritt bei alten Tieren (Hasse 1882) ein seitlich abgeplatteter Strang auf (Funiculus), der aus den centralen, zusammengepreßten und miteinander verschmolzenen Vakuolenwänden durch den Wachstumsdruck der peripheren Chordamassen entstanden ist.

Im übrigen bleibt die Chorda dauernd ein gleichmäßig dicker Stab, an dem man auch dort, wo die Bogen aufsitzen, kaum die ersten Andeutungen von beginnenden Einschnürungen nachweisen kann. Im peitschenförmigen Schwanzende kann die Chorda bei Chimaera (Studnička 1900) völlig verknorpeln.

An der Chordascheide erhält sich die Elastica externa überall, auch dort, wo sie, wie es am vordersten Wirbelsäulenabschnitt geschieht, völlig von den miteinander verwachsenen oberen und unteren Bögen von außen umgeben wird. An den Stellen jedoch, wo die Bögen der Chordascheide unmittelbar aufsitzen, und von wo aus, wie wir sahen, ein Einwandern der Bogenzellen durch Lücken der Elastica externa hindurch in die bis dahin zellenlose Faserscheide in früher Zeit stattfand, ist die elastische Scheide zum größten Teil völlig reduziert, so daß der Bogenknorpel in direktem Zusammenhang mit dem Gewebe der zellenhaltigen Faserscheide steht. Die Lücke der Elastica unterhalb der Bogenbahn ist aber keineswegs eine einheitliche, sondern setzt sich aus mehreren Teilen zusammen, die wahrscheinlich nur durch die Vergrößerung der seit der Zeit der Einwanderung der Scheidenzellen her vorhandenen entstanden ist. Zwischen ihnen sind Stücke der elastischen Membran stehen geblieben, und deren Substanz strahlt nun in sehr feinen Zügen in den benachbarten Knorpel aus, wodurch an manchen Stellen äußerst komplizierte elastische Netzbildungen hervorgerufen werden (Hasse 1882, Klaatsch 1893). Auch schon hierdurch wird die Verbindung zwischen Bogen und Chordascheide so innig, daß man sie nicht voneinander zu lösen im stande ist.

Das Gewebe der zellhaltigen Chordascheide verändert sich im Alter. Wir sahen, daß beim Callorhynchus-Embryo die Zellen bedeutend im Uebergewicht sind gegenüber den Fibrillen der Scheide. Später ändert sich dieses Verhältnis. Man findet reichliche und starke Faserzüge in der Scheide, die namentlich in ihrer mittleren Zone einen etwas schrägen Verlauf nehmen (Chimaera). Zwischen ihnen ordnen sich die eingewanderten und noch immer neu hinzukommenden Zellen, die mittlerweile nicht mehr gewöhnliche Bindegewebszellen, sondern

Knorpelzellen geworden sind, reihen- und nesterweise an, und es entsteht auf diese Weise ein Mischgewebe, welches KLAATSCH (1893) als Wirbelfaserknorpel bezeichnet, und das als gleichmäßig dicker Cylinder die Chorda umgiebt.

Schon beim Callorhynchusembryo war angegeben, daß sich durch die Form der Zellen eine äußere und eine innere Zone an der zellhaltigen Chordascheide unterscheiden lasse. Bei Chimaera kommt noch zwischen diesen beiden eine dritte, die Mittelzone, hinzu, welche die innere, mit mehr spindelförmigen Zellen, von der äußeren, mit rundlichen, in Gruppen zusammengelagerten Knorpelzellen, trennt. Die Art ihres Gewebes schließt sich mehr der Innen- als der Außenzone an; vor allem ist sie aber dadurch charakterisiert, daß in ihr Kalkablagerungen stattfinden, durch welche eigentümliche, schmale Ringe von verkalktem knorpeligen Bindegewebe („Knochenringe“) gebildet werden, welche nach der Außenzone hin konkav ausgehöhlt sind. Dadurch erhalten sie eine entfernte Aehnlichkeit mit dem Doppelkegel des primären Wirbelkörpers der Squaliden, sind jedoch einzeln nicht unmittelbar mit diesem zu vergleichen, da sie in keiner Weise mit den Bogenstücken übereinstimmen und sich in größerer, wechselnder Anzahl in jedem Körpersegment vorfinden.

Es dürfte hier, wo wir in der Reihe der Vertebraten zum ersten Mal eine Differenzierung in der Chordascheide erblicken, die, weiter ausgeführt, schließlich zur Bildung eines Wirbelkörpers führt, der Platz sein, vorgreifend dieselbe mit einigen höheren Formen zu vergleichen.

Bei den Reptilien z. B. werden die Wirbelkörper zunächst gebildet durch die Chorda mit ihrer an Bedeutung sehr zurücktretenden zellenlosen Scheide und einer sie vollständig einschließenden Lage von Perichordalzellen, welche direkt von den Sklerotomen herstammen und sich von Anfang an gleich in großer Zahl und in dicker fester Schicht um die Chorda herumlegen, ohne in die Scheide derselben einzuwandern.

Diesen Teil des Wirbels, welchen man den primären Wirbelkörper (GOETTE, SCHAUINSLAND u. A.) nennt, umgeben die ebenfalls aus den Sklerotomen sich herleitenden Basen der Wirbelbögen und bilden mit ihnen zusammen den sekundären Wirbelkörper. Bei Callorhynchus — dasselbe ist auch bei den Squaliden, Rajiden und Dipneusten der Fall — entspricht nun die zellenhaltige Chordascheide, oder präciser gesprochen, die Innen- und Mittelzone derselben, dem primären Wirbel. Er entsteht hier nur auf dem Umwege, daß die mesoblastischen Perichordalzellen nicht gleich in geschlossener Lage die Chorda umgeben, sondern allein von vier Punkten aus allmählich in die Scheide derselben eindringen.

Ebenso wie nun bei den höheren Formen die Bildung des primären und sekundären Wirbelkörpers keineswegs immer zwei scharf voneinander gesonderte Entwickelungsvorgänge sind, sondern nebeneinander herlaufen, finden wir dasselbe, und zwar in noch höherem Grade, auch bei Callorhynchus und den übrigen Elasmobranchiern. Bei diesen entspricht die Außenzone der zelligen Chordascheide denjenigen Abschnitten der Bogenbasen bei den höheren Vertebraten — im besonderen bei den Reptilien — welche der konkaven

Peripherie des „fadenrollenartigen“ primären Wirbelkörpers unmittelbar anliegen und die Höhlung der „Fadenrolle“ ausfüllen. Meistens zeichnen sich diese Teile durch die *runde*, fast blasenartige Gestalt ihrer Zellen aus. Die *Außenzone* der zellhaltigen Chordafaserscheide ist also bereits vergleichbar einem Teil des „sekundären“ Wirbelkörpers. Für die Richtigkeit dieses Vergleiches spricht auch folgender Umstand: Sobald es in der Chordascheide der Holocephalen (Chimaera) und Selachier später zur Ablagerung von Kalksalzen kommt, geschieht dieses zuerst in der *Mittelzone*; erst dadurch wird die charakteristische Gestalt des *Doppelkegels* bei dem primären Wirbelkörper hervorgerufen. Genau an derselben Stelle findet auch beim Reptilienwirbel (siehe Fig. 304—306) an der Oberfläche des *primären* Wirbels eine Verknöcherung statt, wodurch ebenfalls die fadenrollenartige Form des primären Wirbelkörpers in markanter Weise von seiner Umgebung abgehoben wird. Diese verknöcherte Schicht entspricht der *Mittelzone* des Holocephalen- und Squalidenwirbels, während die peripher daran liegenden Teile der Bogenbasen, die später durch die Markbildung zum großen Teil resorbiert werden, der Außenzone gleichzusetzen sind.

Aber auch bei den Holocephalen und den Squaliden beteiligen sich die Bögen, abgesehen von der Abgabe von Zellen an die Chordascheide, noch *direkt* an der Wirbelkörperbildung, indem ihre *knorpeligen* Basen *außen* von der Elastica externa oftmals ganz oder teilweise um die Chordascheide herumwachsen (vorderes Wirbelsäulenende bei Callorhynchus und Chimaera, gesamte Wirbelsäule vieler Selachier), wobei die äußere elastische Scheide *erhalten* bleiben kann (Holocephalen) oder auch verschwindet (viele Squaliden). In zahlreichen Fällen *fehlt* jedoch diese Umwachsung der Bogenbasen in Form von *Knorpel* und wird durch eine mehr oder weniger starke Bindegewebsschicht ersetzt (größter Teil der Wirbelsäule der Holocephalen sowie vieler Squaliden und Rajiden).

Der gesamte Wirbelkörper der Holocephalen und vieler Squaliden und Rajiden besteht demnach 1) aus dem primären Wirbelkörper = der Mittel- und Innenzone und 2) aus dem sekundären Wirbelkörper = der Außenzone plus den entweder knorpelig herumgewachsenen Bogenbasen oder der sie ersetzenden bindegewebigen Membran. (Man behalte dabei aber im Auge, daß bei den Holocephalen es noch nicht zur Bildung *einzelner*, voneinander gesonderter Wirbelkörper kommt.)

Die Ursache dieser Verschiedenheit in der Entwickelung der Wirbelkörper, im besonderen der primären Wirbelkörper bei den Holocephalen, Squaliden, Rajiden, Dipneusten einerseits und den übrigen Vertebraten andererseits, ist vielleicht in der geringeren oder größeren Masse und dem früheren oder späteren Auftreten der Perichordalzellen zu erblicken. Bei Callorhynchus wenigstens ist die Zahl derselben anfangs noch so unbedeutend, daß sie einen wirklichen Halt der Chorda nicht bieten können und nicht im stande sind, für sich *allein* ein Organ zu bilden, das dazu bestimmt ist, dem Körper als Hauptstütze zu dienen. Die *Chorda* selbst muß daher mit Hilfe der von ihr abgesonderten Scheiden noch einen großen Teil dieser Funktion übernehmen. Spätere Zustände werden aber auch bereits hier *angebahnt* durch das Einwandern der von den Ursegmenten abstammenden Zellen, und zwar durch Vermittelung der Bogenanlagen.

Bei den höheren Formen aber nehmen die Perichordalzellen an Zahl derart zu, daß sie von den ersten Entwickelungsstadien an den Hauptanteil beim Aufbau der Wirbelsäule übernehmen können und nicht nur die Bogenanlagen sondern auch gleichzeitig den primären Wirbel bilden. Eine Zelleinwanderung in die Chordascheide findet dann überhaupt nicht mehr statt, und letztere bleibt von unbedeutender Wichtigkeit; sie beharrt auf dem Zustande, auf dem sie sich bei Callorhynchus vor dem Einwandern der Zellen befand.

Squaliden und Rajiden.

Hauptsächlichste Litteratur: Rathke 1827; J. Müller 1834; Leydig 1852; Kölliker 1860, 1864, 1872; Gegenbaur 1862, 1867, 1872; Duméril 1865; W. Müller 1871; Cartier 1875; Hubrecht 1876; Hasse 1876, 1877, 1878, 1879, 1882, 1885, 1893, 1893*; Balfour 1878; Goette 1878; Jhering 1878; Schneider 1879; Retzius 1881; P. Mayer 1886; Lwoff 1887; C. Rabl 1889, 1893; Klaatsch 1893, 1893*, 1895; Claus 1894; Gadow und Miss Abbott 1895; Ebner 1896, 1897; Ussow 1900.

Nachdem viele wichtige Punkte in der Entwickelung der Wirbelsäule der Elasmobranchier bereits bei den Holocephalen näher erörtert worden sind, wird es möglich sein, die beiden anderen Unterordnungen derselben schneller zu besprechen.

Die Chorda stellt (z. B. bei Pristiurus, C. Rabl 1889) einen drehrunden Strang dar, welcher sich in nahezu gleicher Dicke durch die ganze Länge des Körpers erstreckt; nur der im Schädel steckende Abschnitt von ihr ist beträchtlich dünner. Die ursprünglich sie in ganz jungen Stadien zusammensetzenden Zellen sind relativ groß und haben die Gestalt dünner, quer gestellter Platten, welche beinahe geldrollenartig hintereinander liegen, so daß immer eine Zelle den ganzen Durchmesser der Chorda einnimmt. Die großen kugeligen oder ovalen Kerne dieser Zellen liegen näher der Achse als der Peripherie der Chorda.

Innerhalb des Protoplasmas jener noch ganz indifferenten, embryonalen Chordazellen entwickeln sich (nach den Beobachtungen Balfour's 1878 an Scyllium, Pristiurus und Torpedo) je eine oder mehrere Vakuolen, während ihre Oberfläche eine membranartige Schicht absondert; alle diese Schichten verschmelzen zu einem intercellulären Fachwerk, den Scheidewänden des späteren Gallertkörpers. Die schnell wachsenden Vakuolen blähen die scheibenförmigen Zellen immer mehr auf und verdrängen deren Protoplasma bis auf geringe Reste, in denen die Kerne ruhen. Diese kernhaltigen Protoplasmamassen liegen — wenigstens bei den Haien — anfangs in der Achse der Chorda, begeben sich später aber meistenteils an ihre Peripherie und bilden dort eine kontinuierliche, kernhaltige Protoplasmaschicht („Chordaepithel“, C. Gegenbaur 1867; „protoplasmareiche Rindenschicht“, W. Müller 1871; „protoplasmatische Rindenschicht“, Goette 1878), worauf Protoplasmareste und Kerne im Innern der Chorda immer seltener werden.

Jene Rindenschicht (nach den Untersuchungen A. Goette's 1878 an Embryonen von Scyllium catulus von 23 mm Länge) stellt weiterhin den Herd einer sehr regen Neubildung von Vakuolen dar, welche in dem Maße, als sie sich vergrößern, ihre Wände zu dünnen Membranen zusammendrücken, in welche einzelne Kerne eingeschlossen werden. Die auf diese Weise entstandenen Fächer kommen dadurch,

daß nach außen von ihnen sich immer neue Vakuolen entwickeln, weiter centralwärts zu liegen, so daß also der Gallertkörper von seiner Peripherie aus nach außen wächst, wobei die ältesten und größten seiner Fächer stets im Innern, gegen die Peripherie hin aber die kleineren und jüngeren sich befinden.

Es ergiebt sich daraus, daß diese sich in der Chorda vollziehenden Vorgänge fast genau dieselben sind, wie sie bereits bei den Holocephalen geschildert wurden, und daß sich der chordale Gallertkörper der Elasmobranchier ebenso entwickelt, wie es zuerst Goette bei den Amphibien und Teleostiern nachwies. Innerhalb der Chorda kommen daher eigentlich keine richtigen Zellen vor; weder entsprechen die mit Gallerte ausgefüllten Vakuolen solchen (Goette), noch besteht die Rindenschicht aus ihnen. Letztere ist vielmehr einem Syncytium zu vergleichen. Dabei ist es aber nicht ausgeschlossen, daß sich in diesem später wirkliche, voneinander abgegrenzte Zellen sekundär entwickeln können. Namentlich ist das dort der Fall, wo dauernd ein starkes Wachstum der Chorda stattfindet, also intervertebral, während an den Stellen, wo durch den knorpeligen oder verkalkten Wirbel der Ausdehnung der Chorda eine Grenze gesetzt wird, es oft ganz unterbleibt, so daß hier bei älteren Scylliumembryonen z. B. die Rindenschicht bereits ganz rückgebildet und zellenlos erscheint (Goette 1878). Auch Klaatsch (1893) beobachtete, daß die kleinzellige Rindenschicht der Chorda im Bereich der intervertebralen Zonen mehrschichtig, innerhalb der Wirbelkörperanlage dagegen einschichtig ist.

Während die Chorda später im Centrum der Wirbelkörper durch die Ausdehnung ihrer knorpeligen oder verkalkten Doppelkegel bei vielen Selachiern häufig zum großen Teil oder sogar völlig unterdrückt werden kann (Fig. 212), erhält sie sich in den anderen Abschnitten der Wirbelsäule dagegen zeitlebens. Jedoch sind diese Reste beim erwachsenen Tier mehr oder weniger atrophisch und können durchaus nicht mehr die physiologische Bedeutung beanspruchen, wie etwa die Chorda der Cyclostomen oder Knorpelstöre, bei denen der Bestand der axialen Teile der Wirbelsäule durch sie erst ermöglicht wird, da sie allein die Chordascheide cylindrisch erhält. Bei manchen Selachiern (Torpedo, Raja, Carcharias z. B.) beginnt diese Atrophie des Gallertkörpers der Chorda schon während der späteren Embryonalentwickelung; er schrumpft, zieht sich von seiner ihn umgebenden Scheide mehr oder weniger zurück und erinnert dann einigermaßen an die eingetrocknete, sogenannte Federseele (Goette 1878).

In der centralen Achse der Chorda findet sich übrigens bei vielen Selachiern ein ähnlich ausgebildeter Strang (Funiculus) von zusammengepreßten Vakuolenwänden, wie es oben bereits bei den Holocephalen erwähnt wurde.

An der Ventralseite der Chorda kommt auch bei den Haien und Rochen die schon bei den Holocephalen erwähnte Hypochorda vor, die bei diesen Fischen namentlich von Semper (1875), Balfour (1878) und C. Rabl (1889) in nähere Betrachtung gezogen wurde. Nach Klaatsch (1898) ist die Hypochorda ein gemeinsamer, von den Vorfahren her ererbter Besitz der höheren Wirbeltiere. Sie ist das Rudiment der bei Amphioxus noch in Funktion stehenden Epibranchialrinne und teilt mit dieser die entodermale Entstehung von der dorsalen Darmwandung aus unterhalb der Chorda zwischen den

paarigen Aorten. Sie verschwindet in späteren Entwickelungsstadien, ohne irgend eine Spur zu hinterlassen. Die ursprüngliche Annahme von Klaatsch, daß aus ihr teilweise das ventrale elastische Band entstände, hat keine Bestätigung erfahren.

Ueber die die Chorda umgebenden Hüllen oder Scheiden sind die verschiedenartigsten Ansichten ausgesprochen worden. In ihrer Terminologie und in der Frage nach ihrer Homologie mit ähnlichen Gebilden bei den anderen Ichthyopsiden hat lange Zeit hindurch ein ganz unglaublicher Wirrwarr geherrscht, so daß eine genaue Darstellung der einander widerstreitenden Anschauungen sowie ihrer allmählichen Klärung eine umfangreiche Abhandlung für sich beanspruchen würde. Wir können von derselben um so eher absehen, als durch die Untersuchungen in den letzten Jahren doch eine größere Uebereinstimmung über die wichtigsten Punkte erzielt ist.

Das, was sich aus den Arbeiten von Leydig, Kölliker, Gegenbaur, Balfour, Goette, Hasse, C. Rabl, Gadow, Ussow, namentlich aber von Klaatsch, Claus und Ebner ergeben hat, wäre folgendes: Von den Zellen der Chorda wird in sehr frühen Stadien an ihrer Peripherie eine cuticulare, stark lichtbrechende Membran abgeschieden, die bald doppelte Konturen erhält, und später elastische Eigenschaften (Retzius, v. Ebner u. A.) aufweist. Sie kann nur von der Chorda selbst abgeschieden sein, weil um diese frühe Zeit sich noch keine aus den Ursegmenten stammenden Perichordalzellen um sie herum befinden. Diese Entdeckung wurde zum ersten Mal von Claus 1894 bei 5 mm großen Acanthiasembryonen gemacht, ein Befund, den dann Klaatsch für Pristiurus und Torpedo, Gadow und Miss Abbott für Scyllium und Acanthias, v. Ebner für Pristiurus melanostoma bestätigte. Jene elastische Scheide ist gleichbedeutend mit der Elastica externa v. Leydig's, v. Kölliker's (1860) und späterer Autoren, der Limitans externa Gegenbaur's der Elastica Klaatsch's oder der primären Chordascheide Klaatsch's sowie der Cuticula sceleti Hasse's. Nach beginnender Vakuolisierung der Chorda und nach Ausbildung ihrer protoplasmatischen Rindenschicht — oder des Chordaepithels — wird von dieser eine zweite Hülle, die Faserscheide (v. Ebner), abgeschieden, die Tunica fibrosa v. Kölliker's, die im Gegensatz zu der primär gebildeten elastischen Scheide von Klaatsch auch sekundäre Chordascheide genannt wird. Wie es Hasse zuerst für Ammocoetes nachwies, wird also auch bei den Elasmobranchiern (man vergleiche hierzu auch das bei den Holocephalen darüber Mitgeteilte und die dort beigefügten Abbildungen) zuerst eine elastische und dann eine faserige Chordascheide abgesondert. Beide sind Produkte der Chorda — im Gegensatz zu den Angaben Lwoff's, der sie gänzlich aus dem perichordalen Mesoderm entstehen läßt —; daher wird auch die Hasse'sche Bezeichnung Cuticula sceleti für die elastische Scheide zu vermeiden sein, weil in ihr die alte, aber nicht berechtigte Anschauung zum Ausdruck kommt, daß sie dem außerhalb der Chorda befindlichen skeletoblastischen Gewebe ihre Entstehung verdankt; ob sie von diesem allerdings nicht später irgend einen Zuwachs erhält, mag dabei dahingestellt bleiben.

Das Vorkommen einer elastischen und einer faserigen Scheide ist übrigens bei der Mehrzahl der Vertebraten Regel, und die oben geschilderte Art ihrer Entstehung scheint auch eine überall giltige zu sein.

Fig. 201.

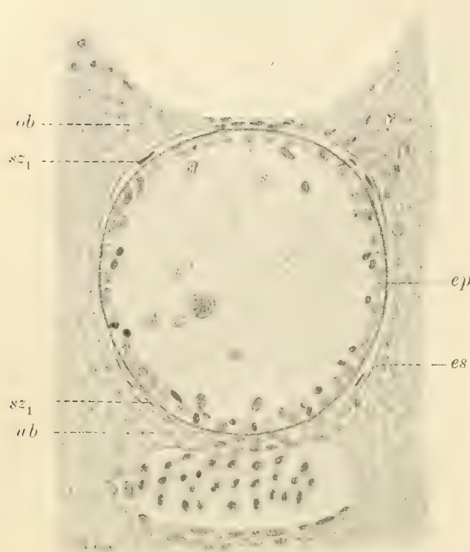


Fig. 202a.

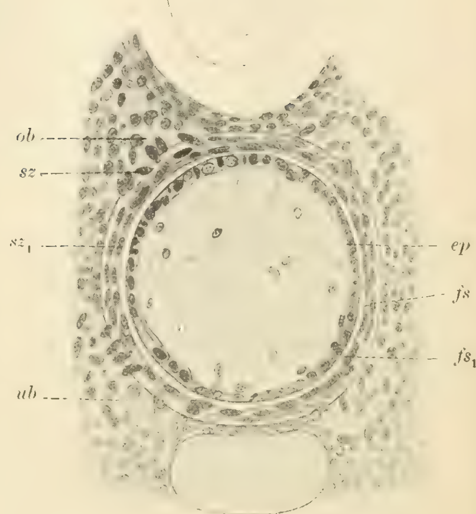


Fig. 202b.

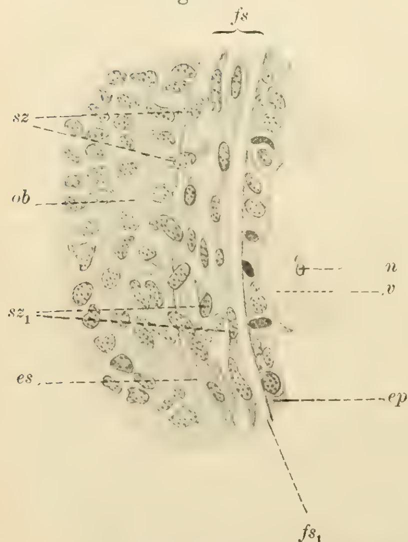


Fig. 203.

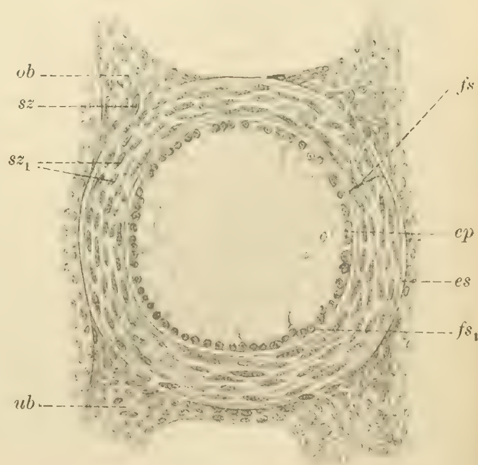


Fig. 201—203. Querschnitte durch die Wirbelsäule einiger Embryonen von Mustelus laevis, um das Entstehen der zellhaltigen Chordascheide durch Einwandern von Zellen aus den Bogenbasen zu zeigen. Fig. 201 gehört zu einem 29 mm langen Embryo, Fig. 202a und 202b zu einem 35 mm langen und Fig. 203 zu einem 38 mm langen. Fig. 202b ist bei bedeutend stärkerer Vergrößerung dargestellt als die übrigen Figuren. Kopieen nach HASSE, 1893; jedoch sind die Bezeichnungen geändert worden. *ob* Anlagen der oberen, *ub* Anlagen der unteren Bögen. *ep* epitheliomorphe Schicht der Chorda (Chordaepithel). *v* Chordavakuolen. *n* Kern der Chordazellen. *sz* Zellen, welche von den Anlagen der Bögen durch die elastische Scheide oder Elastica externa (*es*) hindurch in die Faserscheide (*fs*) hineinwandern. sz_1 bereits in der Faserscheide liegende Zellen (Scheidenzellen). *fs* Faserscheide mit ihren beiden Unterabteilungen, der äußeren zellhaltigen Faserscheide, und fs_1, der inneren zellenlosen Faserscheide (Elastica interna).

Während die Chordascheiden, soweit sie bis jetzt besprochen wurden, noch völlig zellenlos waren, und somit ein Stadium repräsentierten, das bei den Cyclostomen, Ganoiden etc. dauernd bleibt, tritt nunmehr hierin derart eine Aenderung ein, daß von den Bogenbasen aus, und zwar noch bevor diese knorpelige Beschaffenheit angenommen haben, durch Lücken der elastischen Scheide hindurch. Zellen in die Faserscheide einwandern und sich in dieser verbreiten.

Gerade durch diesen Vorgang wurde das Verständnis der Chordascheide der Elasmobranchier sowie auch der Dipneusten ungemein erschwert; man war lange Zeit hindurch nicht im stande, die zellhaltige sowie auch die elastische Chordascheide (Elastica externa) richtig zu deuten, und nur durch die Entdeckung der Einwanderung von außerhalb gelegenen Zellen des skeletoblastischen Gewebes in die bis dahin zellfreie Faserscheide gelang dies. Daß die Scheidenzellen nicht von Anfang an zur Chordascheide gehörten, sondern von außen in sie hineindrängen, vermutete bereits SCHNEIDER (1879) und BALFOUR; der Vorgang des Einwanderns selbst wurde dagegen zuerst von LWOFF, KLAATSCH, CLAUS, GADOW, EBNER etc. durch Beobachtung festgestellt.

Das Eindringen der Zellen in der Scheide und die Verteilung in ihr erfolgt offenbar in einer Weise, die nicht wesentlich von der bei den Holocephalen beobachteten abweicht; es sei daher auf die dort gegebene Schilderung sowie auf die hier noch beigefügten Abbildungen von Mustelus laevis und Carcharias (Fig. 201—203) verwiesen.

Ein strittiger Punkt ist dabei jedoch noch zu erwähnen: KLAATSCH und GADOW-ABBOTT nehmen an, daß die einwandernden Zellen in die Faserscheide eindringen, während HASSE und v. EBNER der Ansicht sind, daß sie nur zwischen diese und die elastische Scheide gelangen. Neuere Untersuchungen an Triaenodon obesus (SCHAUINSLAND) machen die erstere Annahme wahrscheinlicher. An diesem Objekt lagen die betreffenden Verhältnisse ganz ähnlich wie bei Callorhynchus; auch hier nahmen die in die Faserscheide eindringenden Zellen übrigens eine äußerst lange und oftmals lockig gedrehte Gestalt an.

Als Endergebnis findet man schließlich eine dicke zellhaltige Chordascheide (äußere zellige Chordascheide GOETTE's, Tunica skeletogena GEGENBAUR's, Intercuticularschicht HASSE's), die außen von der Elastica externa begrenzt wird und die innen oftmals noch eine besondere zellenlose Schicht aufweist. Letztere wird von einer Anzahl von Autoren (LEYDIG, KÖLLIKER, HASSE, GADOW etc.) als eine besondere Bildung aufgefaßt und als Elastica interna, Limitans interna oder auch Cuticula chordae bezeichnet. (Mit letzterem Namen belegte man aber auch nur wieder die jüngste dieser inneren elastischen Haut sich anschließende Schicht, wie denn überhaupt bezüglich der Ausdrücke Elastica interna und Cuticula chordae in der Litteratur ein beklagenswerter Wirrwarr herrscht.)

Von anderer Seite dagegen (KLAATSCH, USSOW u. A.) wird der Elastica interna keine besondere Bedeutung beigelegt, sondern sie wird als der jüngste, zuletzt von dem Chordaepithel abgeschiedene Teil der Faserscheide aufgefaßt, der von der Einwanderung der Scheidenzellen noch frei geblieben ist. Diese Annahme erfährt jedenfalls durch die Beobachtungen bei Callorhynchus eine wesentliche Unterstützung.

Jedenfalls dürfte man mit dem Ausdruck „Elastica" aber überhaupt nur eine Schicht bezeichnen, die auch wirklich elastische Fasern enthält. Da das aber bezüglich der sogenannten „Elastica interna" bei den Elasmobranchiern mindestens zweifelhaft ist, so sollte man diesen Namen hier lieber völlig vermeiden.

An der zellhaltigen Chordascheide — als Ganzes betrachtet — hätte man demnach als äußere Begrenzung die elastische Scheide (Elastica, Elastica externa) zu unterscheiden und dann die (leimgebende — Ebner) Faserscheide, die wiederum abgeteilt werden kann in die mächtige äußere zellhaltige Faserscheide und die innere zellenlose Faserscheide, soweit letztere im Laufe der späteren Entwickelung überhaupt auftritt.

Die Frage, auf welche Weise sich die in der Grundsubstanz der Chordascheide zahlreich vorfindenden Fibrillen entwickeln, hat bis jetzt noch keine befriedigende Antwort erhalten. —

Wir verlassen nunmehr die Chorda und ihre Derivate, — auf die Besprechung der besonderen, bei Torpedo vorkommenden Verhältnisse werden wir weiter unten nochmals zurückkommen — und wenden uns der Betrachtung der aus den Ursegmenten herstammenden Bestandteile der Wirbelsäule zu.

Die hier sich abspielenden Vorgänge sind fast die gleichen, wie wir sie bereits bei Callorhynchus kennen lernten.

Die Differenzierungen des Mesoderms sowie die Entwickelung des Bindegewebes sind bei den Selachiern vornehmlich durch die Arbeiten von Balfour (1878), H. E. Ziegler (1888), Rückert (1888), van Wijhe (1889) und C. Rabl (1889, 1892, 1896) bekannt geworden, namentlich haben Balfour und C. Rabl nicht nur die erste Entstehung, sondern auch die weitere Ausbildung des für das Achsenskelett verwendeten Mesenchyms beschrieben.

Nach letzterem verläuft dieselbe bei Pristiurus auf folgende Weise: Die Urwirbel (Ursegmente), welche ventral in die ungegliederten Seitenplatten übergehen, bestehen aus zwei durch die Urwirbelhöhle voneinander getrennte Lamellen, einer lateralen, der Cutisplatte, und einem medialen, der Muskelplatte. Verfolgt man die letztere — bei einem Embryo mit 26—27 Urwirbeln — weiter nach unten, so kommt man zu einer ziemlich eng begrenzten, lateral von der Hypochorda und dem unteren Teile der Chorda gelegenen Stelle, an der, wie man aus der Häufigkeit der Teilungsfiguren annehmen darf, ein lebhaftes Wachstum stattfindet. Hier tritt später — bei Embryonen mit etwa 34 Urwirbeln — eine kleine, medialwärts gerichtete Ausbuchtung, ein Divertikel der medialen Urwirbelwand auf, in das sich die Urwirbelhöhle hinein fortsetzt (Fig. 204a).

Der Boden und die Wände dieses Divertikels sind der Sitz einer sehr lebhaften Zellvermehrung; die neugebildeten Zellen schieben sich zunächst zwischen Chorda und Muskelplatte vor (*sk* in Fig. 204a) und drängen dadurch diese von der Seitenfläche der Chorda, der sie bis dahin angelegen hatte, ab. Diese Zellen bilden die erste Anlage der axialen Bindesubstanz oder des Sklerotoms.

Mit Recht wohl behauptet Rabl, daß von einer Beteiligung der Gefäßwände an seiner Bildung und Vergrößerung wie es z. B. von Hasse u. A. angenommen wird, keine Rede ist.

Von großer Bedeutung ist in der eben gegebenen Schilderung offenbar die Rabl'sche Entdeckung des Sklerotomdivertikels,

das er selbst der Sklerotomhöhle des Amphioxus homolog setzt, während H. E. ZIEGLER es auch für möglich erachtet, daß die kleine Ausstülpung nur eine Begleiterscheinung der an dieser Stelle besonders starken Herauswucherung des Mesenchyms ist. O. SCHULTZE (1896) hält dagegen den Vergleich der Sklerotomdivertikel der Selachierembryonen mit dem Ursegmentspalt der Reptilien, Vögel und Säugetiere — auf den noch später zurückgekommen werden wird — für gerechtfertigt durch den primären Zusammenhang jener Bildungen mit dem Cölom, bezw. der Ursegmenthöhle und auch durch den Umstand, daß allgemein die Wand des Hohlraumes der Bildungsherd von Mesenchymzellen ist.

Diese Annahme hat offenbar sehr viel für sich, und desto notwendiger erscheint es, daß jene wichtige Frage durch erneute Untersuchungen eine abschließende Beantwortung erfahre.

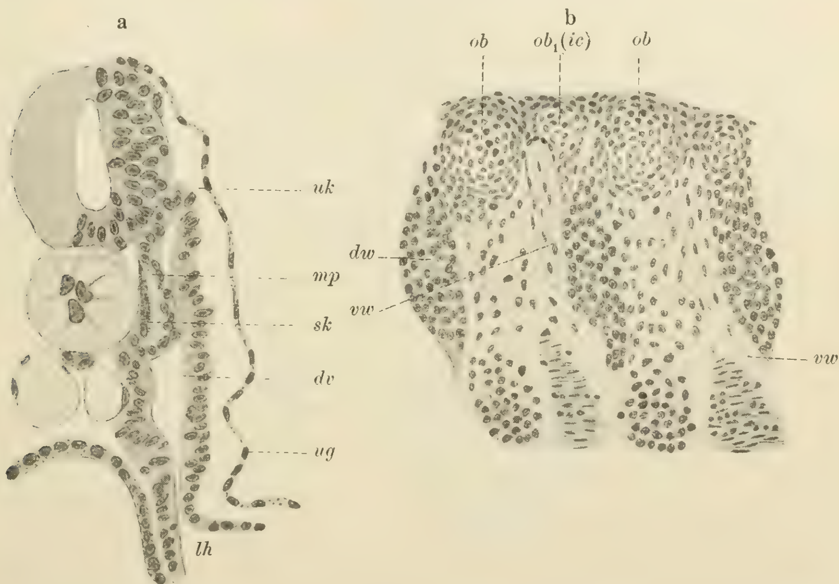


Fig. 204a. Querschnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines Pristiurus-Embryos mit 34—35 Urwirbeln; er zeigt die Entstehung des Sklerotoms und das Vorhandensein eines Sklerotomdivertikels. Kopie nach C. RABL 1889. *mp* Muskelplatte. *sk* Sklerotom. *dv* Sklerotomdivertikel. *uk* dorsale Urwirbelkante. *ug* untere Urwirbelgrenze.

Fig. 204b. Sagittaler Längsschnitt durch einen ungefähr 28 mm langen Pristiurus-Embryo etwa in der Gegend des 11.—13. Ganglions. Vergr. 135mal. Kopie nach C. RABL 1893. An dem Schnitt sieht man die Anlage von je 2 oberen Bögen in jedem Segment und ihre Lage zu den Nervenwurzeln. *ob* (kaudaler) oberer Bogen. ob_1 (*ic*) (kranialer) oberer Bogen = Intercalare. *vw* ventrale Nervenwurzel. *dw* Ganglion der dorsalen Nervenwurzel.

Die Sklerotome, deren anfangs segmentale, mit den Myotomen übereinstimmende Anordnung BALFOUR ausdrücklich betont, vergrößern sich rasch, verlieren dabei ihr Divertikel und werden zu einer ziemlich mächtigen Platte, die sich zwischen Chorda und Muskelplatte einschiebt und, nach oben dünn auslaufend, an der Seite des Medullarrohres in die Höhe dringt; auch streckt sich ein kleiner Fortsatz von

ihr zwischen Chorda und Aorta vor. Die einzelnen Sklerotome verschmelzen dabei miteinander und wachsen endlich so weit dorsalwärts empor, daß sie sich über dem Nervenrohr mit den Sklerotomen der Gegenseite verbinden und damit die das Rückenmark umschließende Membrana reuniens dorsalis herstellen. Auch ventralwärts von der Chorda vereinigen sich die schon frühzeitig dorthin vorgedrungenen Fortsätze, so daß nun nicht allein das Medullarrohr, sondern auch die Chorda und teilweise auch die Aorta vom Bindegewebe umgeben ist, dessen Herkunft sich von den Sklerotomen ableitet. Peripher ist dasselbe ziemlich locker gefügt und geht dort auch unmerklich in Mesenchymgewebe über, das nicht vom Sklerotom, sondern aus anderen Quellen abstammt. Medialwärts zeigt es eine dichtere Zusammensetzung, und man kann nach Kölliker's Vorgang die innersten Perichordalzellen als skeletogene (= skeletoblastische, Klaatsch 1893) Schicht unterscheiden.

An dieser häutigen oder membranösen Wirbelsäule, wie die älteren Autoren sie nennen, machen sich in dem die Chorda unmittelbar umgebenden Gewebe bald vier Stellen — im Querschnittsbild — durch ihre größere Dichtigkeit bemerkbar; zwei von ihnen sind dorsal, die anderen beiden ventral gelegen; die ersteren besitzen — bei Pristiurus nach C. Rabl — einen ungefähr dreieckigen, die letzteren einen sichelförmigen Querschnitt. Jene Gewebsmassen bilden vier der Chorda in ihrer ganzen Länge dicht anliegende kontinuierliche Stränge oder Leisten (Balfour, C. Rabl), die durch ein zartes Bindegewebslager miteinander verbunden sind (Balfour) und das Gewebe darstellen, in dem sich die oberen und unteren Bögen entwickeln.

In den dorsalen Leisten sieht man nämlich bald die ersten Anlagen der Neuralbögen entstehen (Balfour, Goette, C. Rabl u. A.), die sich zunächst durch ein verdichtetes Gewebe kundgeben, das bald Knorpelcharakter annimmt. In jedem Segment finden sich beiderseits je zwei derartige Anlagen (Fig. 204b und 214), nämlich die richtigen dorsalen Bögen und, in dem Winkel zwischen ventraler und dorsaler Spinalnervenwurzel gelegen (bei Pristiurus, C. Rabl), die kleineren Interkalarstücke.

Nur die ersteren sitzen mit ihren verbreiterten, basalen Enden unmittelbar der elastischen Scheide der Chorda auf, während die Interkalarstücke nicht mit ihr in Verbindung stehen, sondern durch Bindegewebe, welches sie rings umher umgiebt, von ihr getrennt sind (bei Pristiurus, C. Rabl).

Die ventralen Bögen, und zwar sowohl die kurzen, sogenannten Bogenstümpfe oder Basalstümpfe des Rumpfes als auch die mehr oder weniger geschlossenen unteren Bögen der Kaudalregion, in welche die ersteren allmählich übergehen, entstehen in derselben Weise aus den ventralen Längsleisten wie die oberen Bögen aus den dorsalen, und zwar auch häufig, wenn auch nicht immer, ebenfalls in jedem Segment in doppelter Zahl.

Es muß übrigens noch hervorgehoben werden, daß die Anlagen der einzelnen Bögen sowie auch der Interkalarstücke offenbar von vornherein voneinander getrennt sind, obgleich sie in dem scheinbar einheitlichen Gewebe der oben beschriebenen Längsleisten ihren Ursprung nehmen. Goette (1878) betont ausdrücklich, daß Wirbelbögen und Interkalarstücke sämtlich getrennt voneinander entstehen, und auch Gadow und Abbott sagen, daß die Annahme

durchaus falsch wäre, daß auf das sogenannte membranöse Stadium der Wirbelsäule ein nicht segmentiertes, kontinuierliches Knorpelstadium folge.

An den vier Stellen nun, an denen die oberen und unteren Bögen bezw. ihre Anlagen der Chorda unmittelbar aufsitzen, findet, wie ja bereits oben geschildert, von den Bogenbasen her die Einwanderung

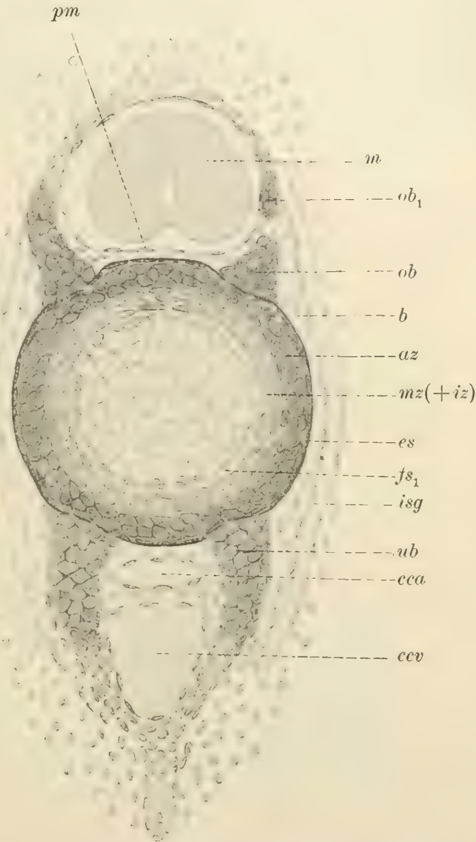


Fig. 205. Querschnitt etwa durch die Mitte eines Schwanzwirbels eines 6 cm langen Embryos von Carcharias spec. Vergr. 61mal, jedoch sind die einzelnen Zellen bei sehr viel stärkerer Vergrößerung eingetragen. *ob* (kaudaler) oberer Bogen. ob_1 (kranialer) oberer Bogen (Interkalarstück). *ub* unterer Bogen. Nur die Basen der oberen und unteren Bögen sind schon knorpelig, die übrigen Teile erst bindegewebig. Die unteren Bögen umfassen den Kaudalkanal, der in einen dorsalen Abschnitt (*cca*) zur Aufnahme der Aorta und einen ventralen (*ccv*) für die Vene zerfällt. An der zelligen Chordascheide kann man bereits durch die mehr rundlichen Zellen eine Außenzone (*az*), und durch die länglichen Zellen eine innere Partie unterscheiden [*mz* (+*iz*)], in der die Mittel- und die spätere Innenzone noch miteinander vereint sind. Ganz innen macht sich an der Chordascheide eine zellfreie Region bemerkbar (fs_1), die zellenlose Faserscheide (Elastica interna). *es* elastische Scheide; sie ist durch die Bogenbasen tief eingebuchtet und an diesen Stellen auch vielfach durchbrochen; durch diese Lücken wandern noch fortwährend Zellen von den Bogenbasen aus in die Chordascheide hinein. *b* Bindegewebe, das noch der skeletoblastischen Schicht angehört (Perichordalzellen). *isg* Intersegmentalgefäß. *m* Medullarrohr, *pm* dessen Pia mater.

der Scheidenzellen (Klaatsch) durch die Elastica hindurch in die bis dahin zellenfreie Chordascheide hinein statt, und zwar schon in einer sehr frühen Zeit, bevor noch in den „Anlagen" Knorpel vorhanden ist (Hasse, Schauinsland).

Damit beginnt jetzt auch die Ausbildung der Wirbelkörper, die ihre Entstehung einem von den Bögen und der Chorda gleichzeitig gelieferten Material verdanken.

Durch das Eindringen der Bogenbasenzellen wird die Chordascheide bald stark verdickt und umgiebt als ein gleichmäßiger, außen von der Elastica begrenzter Cylinder, in welchem, verteilt zwischen reichlichen Fasern, die in kaudal-kranialer Richtung stark

spindelförmig ausgezogenen Zellen konzentrisch angeordnet sind, die Chorda. (Zellige Chordascheide, skeletogene Scheide, Tunica sceletogena, Intercuticularschicht der Autoren).

Während nun dieser Zustand sich bei den Holocephalen dauernd erhält und es bei ihnen nicht zu einer Ausbildung voneinander abgesetzter auch schon äußerlich deutlich erkennbarer Wirbelkörper kommt — wenngleich, wie wir sahen, auch hier bereits Differenzierungen der zelligen Chordascheide eintreten, die als der Anfang einer solchen Weiterentwickelung aufzufassen sind, — ist er bei den übrigen Selachiern nur vorübergehend. Nach den Untersuchungen von Cartier 1875, Balfour 1878, Goette 1878, C. Rabl 1893, Klaatsch 1893 u. A. treten in der Chordascheide, und zwar dort, wo außen an ihr die

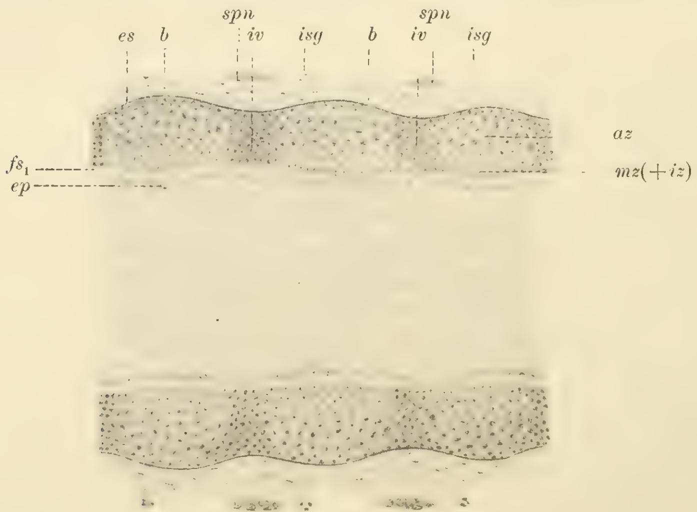


Fig. 206. Horizontaler Längsschnitt durch 3 hintere Rumpfwirbel eines 6 cm langen Embryo von Carcharias spec. Vergr. 80mal. Zellen bei stärkerer Vergrößerung. *es* elastische Scheide. fs_1 zellenlose Faserscheide (Elastica interna). *az* Außenzone. *mz(+iz)* die (noch mit der Innenzone vereinigte) Mittelzone der zellhaltigen Chordascheide oder des Wirbelkörpers. Die Zellen der Zonen erscheinen auf dem Horizontalschnitt anders geformt als auf dem Querschnitt. *iv* die zwischen den einzelnen Wirbelkörpern gelegenen intervertebralen Partieen. Die einzelnen Wirbelkörper buchten sich stark nach außen hin aus, so daß die elastische Scheide einen geschlängelten Verlauf nimmt; aber auch nach innen springen sie etwas vor, so daß die Chorda an diesen Stellen eingeschnürt ist. *isg* intersegmentale Gefäße. *spn* Spinalnerven. *ep* Chordaepithel. *b* zur skeletoblastischen Schicht gehöriges Bindegewebe (Perichordalzellen).

Bögen sitzen, ganz unregelmäßige, ringförmige hellere Partieen auf, die aus hyalinem Knorpel bestehen. Sie liegen an der Peripherie der Scheide und haben auf einem Längsschnitt eine plan-konvexe Gestalt (bei Scyllium, C. Rabl), wobei die plane Fläche nach außen gegen die Elastica, die konvexe nach innen gerichtet ist (Fig. 207). Diese Knorpelringe stellen die erste Wirbelkörperanlage dar, während die zwischen ihnen liegenden Zonen die Intervertebralbezirke sind (Fig. 206 *iv*). Diese Regionen finden sich sogar auch an der Chorda ausgeprägt; ihre Zellen sind nämlich (bei Acanthias vulgaris, Cartier 1875) in diesem frühen Stadium innerhalb der Wirbelkörperanlage von vorn

nach hinten zusammengedrückt, an den Intervertebralstellen dagegen von gleichmäßigen Dimensionen. Daß außerdem das Chordaepithel an den Zwischenwirbelzonen in mehreren Schichten, im Bereich der Wirbelkörper selbst aber nur in einer Schicht sich vorfindet, wurde früher bereits erwähnt.

Bei der weiteren Knorpelzunahme der jungen Wirbelkörperanlage buchtet sich bisweilen die Chordascheide nach außen nicht unbedeutend aus (Fig. 206; bei Mustelus laevis, Klaatsch, und Carcharias, Schauinsland), so daß die Elastica im Längsschnitt einen geschlängelten Verlauf zeigt, während die Vorwölbung der Scheide nach innen, in die Chorda hinein vorläufig noch unbedeutend ist.

Fig. 207.

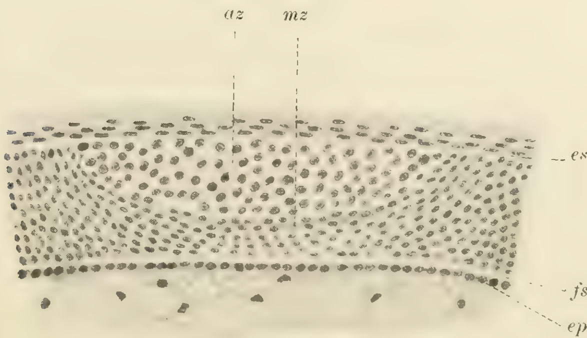


Fig. 208.

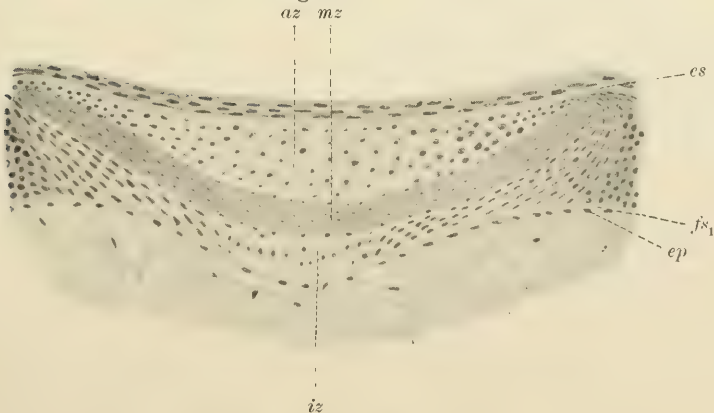


Fig. 207 u. 208. Zwei mediane Sagittalschnitte durch einen 53 mm langen (Fig. 207) und einen 61 mm langen (Fig. 208) Embryo von Scyllium canicula. Vergr. 240- und 225mal. Kopie nach C. Rabl 1893. *az* Außenzone. *mz* Mittelzone. *iz* Innenzone, auf Fig. 207 noch nicht vorhanden. *es* Elastica externa. fs_1 zellenloser Teil der Faserscheide (Elastica interna). *ep* Chordaepithel.

Seit Goette (1878) unterscheidet man an einem fertigen Selachier-Wirbelkörper eine Außen-, eine Mittel- und eine Innenzone. Eine Vergleichung mit späteren Stadien zeigt, daß die bis jetzt erwähnte früheste Wirbelkörperanlage der Außenzone entspricht, während nach innen von dieser das Gewebe für die beiden übrigen

sich befindet, welche aber noch nicht voneinander differenziert sind. Das erfolgt nun jedoch bald, denn an der medialen Seite der Außenzone stellt sich eine nur dünne, aber stärker tingierbare Schicht ein, die erste Anlage der Mittelzone (Fig. 207), welche anfangs aus denselben quergestellten Fasern besteht wie der übrige, die zellige Chordascheide bildende Faserknorpel.

Beim weiteren Wachstum wird die Außenzone (bei Scyllium canicula, C. Rabl) konkav-konvex (Fig. 208), während die Mittelzone die Länge des ganzen Wirbelkörpers erreicht, in ihrer gesamten Ausdehnung der Innenseite der Außenzone anliegt und durchgehend die gleiche Dicke zeigt. Sie besitzt dann die typische Sanduhr- oder Doppelkegelform, die sie auch in späteren Stadien kennzeichnet. Ihr fügt sich medialwärts die zuletzt auftretende Innenzone an, welche die geringste Ausdehnung besitzt. Auch sie ist knorpelig, doch zeichnen sich ihre Zellen durch die stärkere Spindelform, die sie auch lange beibehalten, vor denen der Außenzone aus. (Uebrigens sind die drei vertebralen Zonen nicht völlig scharf voneinander getrennt, wie sie auch allmählich in das Gewebe der Zwischenwirbelregionen übergehen, Goette 1878).

In diesem Stadium wird die Chorda in der Mitte des neu entstandenen Wirbelkörpers, vornehmlich durch die dort stark nach innen vorspringende Mittel- und Innenzone, nicht unerheblich eingeschnürt (Fig. 208), so daß sie dort einen bedeutend geringeren Durchmesser aufweist als an den intervertebralen Partieen.

Letztere, die Intervertebralringe, verlieren durch das fortschreitende Längswachstum der Wirbelkörperanlagen, denen sie vorher an Länge gleichkamen, nach dieser Richtung hin bedeutend an Wichtigkeit und werden kürzer und kürzer. In histologischer Hinsicht verändert sich ihr Gewebe anfangs nicht sehr bedeutend gegenüber dem ursprünglichen Zustand der zelligen Chordascheide; es besteht aus gleichmäßig weichem Bindegewebe, mit quergestellten Fasern und dichtgedrängten, spindelförmigen, konzentrisch angeordneten Zellen ohne Spuren von Knorpel.

Was die weiteren Veränderungen der Wirbelkörperanlage anbelangt, so wird die Mittelzone später zum wichtigsten Bestandteil des Wirbels; sie nimmt Kalksalze auf und erreicht dadurch (mit Ausnahme der Notidanen, Laemargus etc.) einen oft sehr beträchtlichen Grad von Festigkeit. Dennoch wird man ihr Gewebe nach dem Vorgang von Kölliker und Gegenbaur nicht als echten Knochen, sondern nur als verkalkten Knorpel betrachten müssen. Die Form, welche stets mehr oder weniger einem Doppelkegel gleicht, (amphicöler Wirbel), variiert doch nicht unbeträchtlich; bald ist sie länger ausgezogen (Acanthias, Scyllium, Mustelus), bald von beiden Enden her zusammengedrückt (Carcharias, Squatina, Rajidae), so daß der Doppelkegel dann mehr einer Rolle mit tief eingeschnittener äußeren Rinne gleicht (Goette 1878).

Die Innenzone wird in ihren Randabschnitten später mehr oder weniger rückgebildet und stellt dann einen, dem festen Doppelkegel der Mittelzone innen anliegenden Knorpelring dar, der bald nur eine beschränkte Ausdehnung hat (Scyllium, Acanthias, Mustelus), bald relativ breiter wird (Carcharias, Squatina, Rajidae). Von dem Zeitpunkte an, wenn die Mittelzone verkalkt und nicht weiter nach innen wächst, ist es dieser Knorpelring, welcher eine fortschreitende Ein-

schnürung der Chorda veranlaßt (GOETTE) —, die so weit gehen kann, daß letztere dabei zu einem kompakten Strang zusammengedrückt (KÖLLIKER) oder sogar, wie bei den Rajiden, in getrennte intervertebrale Stücke geteilt werden kann (Fig. 212).

In der Außenzone entstehen in älteren Entwickelungsstadien sekundäre Verkalkungen, welche von KÖLLIKER, GOETTE und namentlich HASSE ausführlich beschrieben sind und eine weitgehende systematische Würdigung gefunden haben. Um den einfachen centralen Doppelkegel, der im Querschnitt ringförmig erscheint (Cyclospondylie), können sich in der Außenzone entweder konzentrische Verkalkungsschichten ablagern (Tektospondylie), oder es bilden sich radiale Längsleisten, welche der Mittelzone aufsitzen — vergleichbar den Knochenleisten der Teleostierwirbel — und im Querschnitt mit diesen Kreuz- und Sternfiguren bilden (Asterospondylie HASSE). Namentlich das letztere Verhalten weist mannigfache Verschiedenheiten auf. So entstehen z. B. die radialen Knochenleisten, welche zur Bildung der kreuz- und sternförmigen Figuren der Querschnitte führen, bei Mustelus und Carcharias (GOETTE 1878) auf verschiedene Weise. Die schrägen, gegen die Bogenbasen ausstrahlenden Leisten entstehen von der Mittelzone aus und setzen sich centrifugal nach außen fort; die dazwischen liegenden senkrechten und horizontalen beginnen aber ihre Entwickelung außerhalb der Elastica und dringen erst nachträglich in sie hinein, erreichen jedoch den verkalkten Doppelkegel nur an seinen Enden.

Hiermit kommen wir nun auch zu Vorgängen, die sich außerhalb der Elastica abspielen und die dennoch an der Entwickelung des Wirbelkörpers Anteil nehmen, während die bis dahin betrachteten nur innerhalb derselben verliefen.

Bei vielen Elasmobranchiern beteiligen sich die Bögen nicht allein durch Abgabe von Zellen in die Chordascheide, sondern auch unmittelbar an dem Aufbau der Wirbelkörper (KÖLLIKER, GOETTE, HASSE). BALFOUR (auch GÖPPERT 1895) zeigte, daß die knorpeligen Bogenanlagen nicht nur in der Längsrichtung sämtlich durch Bindegewebe — Reste der häutigen Wirbelsäule — zusammenhängen, sondern daß die oberen und unteren Bögen auch lateral von der Chordascheide und ihrer Elastica durch eine dünne Gewebslage — offenbar gleichbedeutend mit der skeletogenen oder skeletoblastischen Schicht — miteinander verbunden sind. Innerhalb dieses Gewebes umwachsen die Basen der oberen und unteren Bögen den aus der Chordascheide gebildeten Teil der Wirbelkörper mehr oder weniger. Gewöhnlich verbinden sich jene Basen sowohl dorsal und ventral als auch lateral von der Außenzone des Wirbels durch dünne Fortsätze und bedecken sie gänzlich (Acanthias, Scyllium, Mustelus, Carcharias; A. GOETTE 1878). Sie können aber auch allein nur lateral zusammenfließen (Rumpf von Squatina), während in der vorderen Rumpfpartie der Rajidae untere und obere Bögen schon von vornherein seitlich miteinander verschmolzen angelegt werden (Fig. 211).

Jene Verbindungsstücke der Wirbelbögen (A. GOETTE) verkalken später und verschmelzen dabei an den Enden der Wirbel, dort, wo der Doppelkegel der Mittellzone unter der Außenzone hervortritt, mit diesem. „Auf solche Weise kann aus jener Verkalkung entweder eine die Außenzone des Wirbels deckende Schiene hervorgehen (Acanthias, Scyllium), oder das Verbindungsstück verdickt sich

Fig. 209.

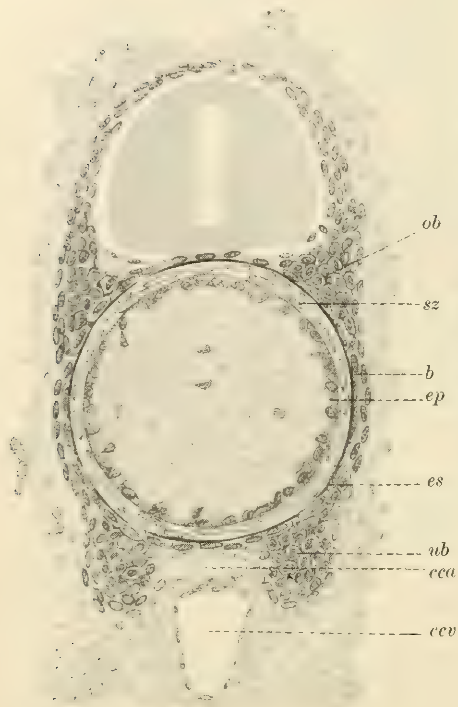


Fig. 210.

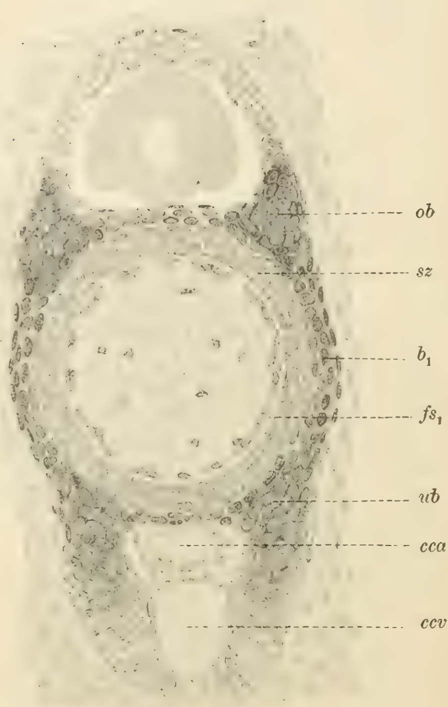


Fig. 211.



Fig. 209—211. Drei Querschnitte durch die Wirbelsäule von Embryonen von Torpedo ocellata. Fig. 209 Querschnitt durch den Schwanz eines 19 mm langen Embryos. Vergr. 126mal. *ob* Anlage der oberen, *ub* Anlage der unteren Bögen. Erst wenige Zellen in den Bogenbasen sind knorpelig; im übrigen bestehen die Bögen nur aus Bindegewebe. *ep* epitheliomorphe Schicht der Chorda (Chordaepithel). *es* deutlich entwickelte elastische Scheide (Elastica externa). Sie weist nicht nur unter den Bogenbasen, sondern auch in ihrem übrigen Verlauf größere Lücken auf als Zeichen bereits beginnenden Zerfalls. *sz* „Scheidenzellen", die von den Bogenbasen aus in die Chordascheide (Faserscheide) eingewandert sind. *b* Bindegewebe der skeletoblastischen Schicht (Perichordalzellen), das die Basen der unteren und oberen Bögen miteinander verbindet. *cca* Kaudalkanal zur Aufnahme der Aorta, *ccv* der Vene.

Fig. 210 Querschnitt durch den Schwanz eines 25 mm langen Embryos von Torpedo ocellata bei 61maliger Vergrößerung. Die elastische Scheide ist hier bereits völlig verschwunden, so daß nun die Scheidenzellen mit den früher von ihnen getrennten Perichordalzellen in unmittelbare Berührung treten. Die schon teilweise knorpeligen Bogenbasen wachsen um sie herum. Die oberen und die unteren Bögen stehen bereit miteinander in Verbindung (b_1). fs_1 zellenlose Schicht der Faserscheide (Elastica interna). Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 209.

Fig. 211 Querschnitt durch den unmittelbar vor dem After gelegenen Rumpfabschnitt eines 32,5 mm langen Embryos. Vergr. 61mal. Die Bögen haben den chordalen Teil des Wirbelkörpers mit Ausnahme seines ventralen Abschnittes völlig umwachsen; sie unterscheiden sich durch die Form ihrer Zellen zwar sehr deutlich von diesem, von einer sie trennenden elastischen Scheide ist aber keine Spur mehr vorhanden. Die Abbildung ist auch ein Beleg dafür, wie die unteren Bögen bei Torpedo kranialwärts immer weiter dorsal emporrücken, bis sie mit den oberen Bögen völlig verschmelzen, ein Vorgang, der hier bereits begonnen hat. *iz* Innenzone des Wirbelkörpers. *a* Aorta. *r* Rippe. *g* Ganglion. *ch* Chorda. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 210. Die Zellen sind in allen 3 Figuren bei stärkerer Vergrößerung eingetragen.

noch im knorpeligen Zustand nach innen und drückt dabei die Außenzone entsprechend ein, worauf seine Verkalkung sich in den Knorpel der letzteren fortsetzt, bis sie dem Doppelkegel nahekommt oder ihn teilweise erreicht. Auf diese Weise entstehen die schon erwähnten senkrechten und horizontalen Knochenleisten bei Mustelus und Carcharias" (Goette 1878).

Bei diesen Umwachsungsvorgängen kann die die Außenzone umgebende Elastica später teilweise oder vollständig verschwinden (Goette), und dann läßt sich nur aus der Entwickelungsgeschichte nachweisen, daß in Wirklichkeit der Wirbelkörper sich aus einem aus der Chordascheide und einem aus den Bogenbasen entstandenen Anteil zusammensetzt (Hasse 1879).

Bei Squatina und den Rajidae vermißte Goette (1878) die Elastica schon in frühen Stadien vollständig. Klaatsch (1893) bestätigte dies; nach ihm läßt sich die ganze Differenz zwischen dem von ihm untersuchten Vertreter der Squaliden und Rajiden (Torpedo und Mustelus) dahin zusammenfassen, „daß die Einwanderung von Knorpelzellen in die Chordascheide in immer frühere Stadien zurückverlegt wurde, daß damit die Rekapitulation einer zellenlosen Chordascheide mehr und mehr verwischt wurde, und daß zugleich die Elastica einer Reduktion verfiel".

Neuerdings wurde Torpedo ocellata nochmals daraufhin untersucht (Schauinsland). Danach findet in frühzeitigen Stadien (Länge des Embryos zwischen 1,5 und 2,0 mm) auch bei Torpedo ebenso wie bei den übrigen Elasmobranchiern eine Einwanderung von Zellen in die Chordascheide statt, jedoch in sehr spärlichem Maße, so daß die eingedrungene Schicht nur 1—2 Zellen stark ist (Fig. 209). Die äußere Begrenzung der Chordascheide,

die Elastica (externa), welche also die eingewanderten Zellen von außen einschließt, ist, wenn auch deutlich vorhanden, so doch von von vorneherein nur recht schwach (Fig. 209 *es*). Sie bildet sich sehr frühzeitig zurück, so daß nun die wenig voluminöse Schicht der eingewanderten Chordascheidenzellen mit der peripher sie umgebenden sehr mächtigen Lage von Perichordalzellen in unmittelbare Berührung kommt und sich mit ihr vereinigt. Dadurch werden dann die Verhältnisse denen ähnlich, wie sie bei den höheren Vertebraten, z. B. den Reptilien, vorkommen, während sie vorher sich noch an die der übrigen Selachier enge anschlossen. Der von den Bogenbasen umfaßte Teil der Wirbelkörperanlage (Fig. 210, 211) läßt sich einerseits der zelligen Chordascheide der Squaliden oder Holocephalen vergleichen, deren gegen die Umgebung trotz des Fehlens der Elastica gut begrenzte Form sie ebenfalls besitzt, andererseits aber auch dem „primären“ Wirbel der höheren Vertebraten.

Torpedo bildet daher einen interessanten Uebergang von solchen Formen, bei denen der Wirbelkörper von der Chordascheide und den in sie hineingewanderten Zellen gebildet wird, und jenen, bei welchen die Chorda nichts zu seiner Entstehung beiträgt, sondern seine Entwickelung völlig den von den Sklerotomen abstammenden Perichordalzellen überläßt.

Schließlich haben wir noch die Weiterentwickelung der intervertebralen Partieen zu verfolgen. Nach Goette (1878) verläuft dieselbe auf folgende Weise: Ursprünglich stellen sie die weichen Verbindungen zwischen allen drei Zonen der aufeinander folgenden Wirbelkörper dar. Sobald aber der verkalkte Doppelkegel über die Ränder der Außenzone hinausgewachsen ist, verbindet die äußerste Schicht des Intervertebralringes nur noch die gegeneinander gerichteten Ränder dieser Knochenkegel, unterhält das fortdauernde Wachstum derselben und stellt sich zuletzt als ein sehnenartiges Intervertebralligament dar. Die inneren intervertebralen Schichten gelangen dabei zum Teil an die Innenfläche der Doppelkegel, wo sie in die Innenzone übergehen, während sie in der Mitte entweder dem äußeren Ligament sich anschließen (Mustelus, Carcharias, Schwanzwirbel von Scyllium) oder nach Form und Gewebe sich besonders weiter entwickeln. In letzterem Falle wachsen sie bald mehr gleichmäßig (Acanthias, Squatina, Torpedo) oder mit deutlich vorspringendem Wulst gegen die Chorda ein (Raja, Rumpfwirbel von Scyllium) und sind weicher oder straffer bindegewebig (Acanthias, Scyllium, Carcharias), knorpelartig (Raja, Squatina) oder ganz knorpelig (Torpedo). Eigentliche Gelenkanlagen sind nirgends anzutreffen, wenngleich sie im Intervertebralknorpel von Torpedo durch besondere Form und Lage der Zellen bereits etwas markiert sind.

Das Weichbleiben oder das Verknorpeln der intervertebralen Regionen wird übrigens physiologisch bedingt. Es hängt ab von der Bewegungsart des Tieres (Cartier). Solange diese hauptsächlich durch die einzelnen, von den Intermuskularsepten geteilten Partieen der Seitenrumpfmuskulatur bewerkstelligt wird, ist die Verbindung der Wirbelkörper eine lockere, sobald jedoch die Bedeutung der Seitenmuskulatur durch das stärkere Auftreten von Extremitätenmuskeln sinkt, da diese den größten Teil der Lokomotion übernehmen, werden die einzelnen Wirbel durch Knorpel fester verbunden.

Zum Schluß der Geschichte des Selachierwirbelkörpers muß noch

erwähnt werden, daß derselbe von Kölliker und Klaatsch als chordaler Wirbelkörper bezeichnet wird, da er innerhalb der Elastica externa aus der Chordascheide entsteht, im Gegensatz zum perichordalen anderer Vertebraten, welcher außerhalb der Elastica ohne Zuthun der Chordascheide sich entwickelt. Gadow und Abbott (1895) wählen dafür chorda-centra und arch-centra.

Man wird dabei aber nicht vergessen dürfen, daß diese Ausdrücke nur teilweise berechtigt sind, da ja die Bögen sich auch bei den Selachiern stark an der Wirbelkörperbildung beteiligen sowohl durch Abgabe von Zellen an die Chordascheide, als auch in vielen Fällen durch ein Herumwachsen außerhalb der elastischen Scheide.

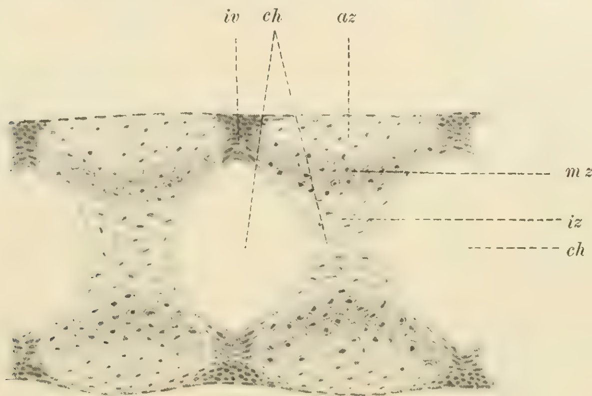


Fig. 212. Sagittaler Längsschnitt durch 2 Wirbel aus der Aftergegend eines 8,5 mm langen Embryos von Torpedo ocellata. Vergr. 26mal. Die Zellen sind bei stärkerer Vergrößerung eingezeichnet. Der Schnitt hat den rechten Wirbel median, den linken lateral getroffen. *az* Außenzone. *mz* Mittelzone (späterer knöcherner Doppelkegel), beginnt zu verkalken. *iz* Innenzone, hyalinknorpelig. Durch ihr Wuchern wird die Chorda in ihren centralen, vertebralen Abschnitten immer mehr und mehr verdrängt; auch hier ist sie (rechts) nur noch als dünner Strang vorhanden, der schließlich ganz verschwinden wird. *ch* Raum, der durch die Chorda ausgefüllt wird (diese selbst ist nicht gezeichnet). *iv* Intervertebralring, der später ebenfalls verknorpeln wird.

Goette (1878) nennt den nur von der Chordascheide gebildeten embryonalen Wirbel den primären Wirbel (ein Ausdruck, den er auch auf alle übrigen Vertebraten überträgt). Seine Grundform ist der Doppelkegel, die nicht etwa durch das ringförmige Einwachsen der Außenzone, sondern durch die Wirbelbögen hervorgerufen wird, indem sich diese auf die Chordascheide stützen, sie zu umwachsen beginnen und dadurch an bestimmten Stellen in ihrer Ausdehnung beschränken, demnach also die vertebralen Abschnitte im Vergleich zu den ungehindert sich ausdehnenden Intervertebralringen annähernd ringförmig einschnüren.

Sobald der primäre Wirbel im Laufe der Entwickelung von den sich ihm anschließenden Basen der oberen und unteren Wirbelbögen in verschiedenem Grade umwachsen wird und nachdem die trennende Elastica externa gänzlich oder bis auf unbedeutende Reste verschwunden ist, verschmelzen die beiderlei Elemente, primärer Wirbel und Basen, zu einem einheitlichen Ganzen, dem definitiven oder sekundären Wirbelkörper.

Schon bei den Holocephalen wurde erwähnt (Schauinsland), daß man bei Annahme der Goette'schen Terminologie durch den Vergleich mit anderen Formen gezwungen wird, die knorpelige Außenzone des Elasmobranchiernwirbels nicht mehr dem primären Wirbelkörper zuzuzählen. —

Nachdem wir bereits die erste Entstehung der Bögen kennen lernten, haben wir noch einen kurzen Blick auf ihre weiteren Schicksale, abgesehen von denen, welche bereits beim Wirbelkörper erwähnt wurden, zu werfen.

Die oberen Wirbelbögen (Neuralbögen) behalten ihre schlanke, cylindrische Gestalt später meistens nicht bei, sondern wachsen ebenso wie die Interkalarstücke in der Längsrichtung der Wirbelsäule zu breiten Platten aus, die entweder fest aneinander stoßen oder auch bindegewebige Lücken zwischen sich lassen können. Auf die mannigfachen Variationen, die bei den Bögen der erwachsenen Wirbelsäule vorkommen, kann hier nicht näher eingegangen werden. Nur so viel soll noch erwähnt werden, daß die dorsale Verbindung der Bögen meistens durch Vermittlung besonderer unpaarer Skelettstücke zu stande kommt, die von J. Müller Intercalaria spinalia, von A. Goette (1878) obere Schlußstücke genannt werden. Diese überragen oft (A. Goette) von Anfang an die Enden der Interkalar- und Wirbelbögen dorsalwärts und tragen dann so auch allein den darüber hinziehenden Kanal (oberer Wirbelkanal, A. Goette), in welchem ein elastisches Längsband verläuft.

Letzteres ist einer der vorzugsweise aus elastischen Fasern gebildeten longitudinalen Bandapparate, welche sich nach H. Klaatsch 1893 nicht nur bei den Elasmobranchiern, sondern in übereinstimmender Weise bei allen Fischen aus der skeletoblastischen Schicht differenzieren.

Klaatsch unterscheidet deren drei, und zwar zunächst ein Ligamentum longitudinale dorsale superius, das, wie eben erwähnt, unmittelbar dorsalwärts von den oberen Bögen gelegen ist. Ein zweites, das Ligament. longit. dorsale inferius, bildet den Boden des Neuralkanales und die Unterlage des Rückenmarkes. Es liegt der Elastica (externa) der Chordascheide unmittelbar auf und ist mit ihr oft derart verbunden, daß eine Sonderung unmöglich ist. Ein dritter Bandapparat endlich, das Lig. longit. ventrale, findet sich ventral zwischen den Basen der unteren Bögen, der Elastica aufliegend. (Die Annahme, daß letzteres zum Teil hervorgehe aus dem subchordalen Strang (Klaatsch), hat sich übrigens nicht bestätigt.)

Daß diese Bänder außerordentlich die Festigkeit der Wirbelsäule vermehren helfen, ist einleuchtend.

Die unteren Bögen verhalten sich später fast ebenso wie die oberen. Auch sie finden sich häufig in doppelter Anzahl in jedem Segment, wenn auch solche untere „Intercalaria" nicht bei allen Formen nachzuweisen sind.

Im Rumpfe bleiben die unteren Bögen kurz — man nennt sie dort auch Basalstümpfe — und stehen hier vielfach mit den von ihnen abgegliederten Rippen in Verbindung; in der Schwanzregion dagegen wachsen die beiderseitigen Bögen (Hämalbögen) ventralwärts einander entgegen, verschmelzen oft distalwärts und können dann einen unteren Dornfortsatz bilden.

Auf solche Weise wird zwischen den unteren Bögen ein Kanal,

der Kaudalkanal, geschaffen (Fig. 205, 209, 210), der durch eine quere, sehnige Scheidewand in zwei Abteilungen geteilt wird, eine obere, in welcher die Aorta, und eine untere, in der die Vene verläuft.

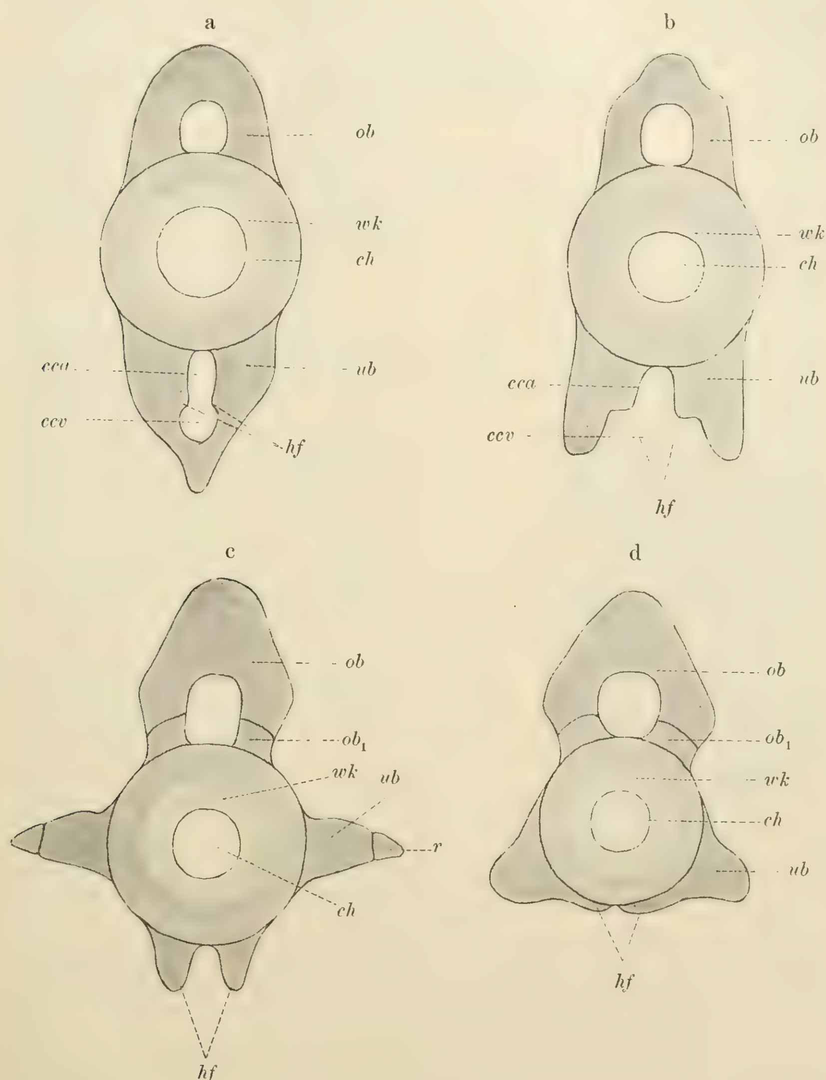


Fig. 213a—d. Vier Querschnitte durch die Wirbelsäule eines erwachsenen Laemargus borealis in ein drittel natürlicher Größe, um die Entstehung der Hämalfortsätze aus den unteren Bögen zu zeigen. Schnitt 213a ist durch den mittleren Teil des Schwanzes geführt, Fig. 213b durch den vordersten Schwanzabschnitt, Fig. 213c durch den mittleren Rumpfabschnitt und Fig. 213d durch die Cervikalgegend. *ob* oberer Bogen. ob_1 „Interkalarstück". *ub* unterer Bogen. *hf* Hämalfortsätze der unteren Bögen, die sich kranialwärts allmählich von diesen emanzipieren, um in einem großen Teil des Rumpfes getrennt, und kaum durch Knorpelbrücken mit ihnen verbunden, vorzukommen, bis sie schließlich in der Halsgegend sich wieder mit ihnen vereinigen. *cca* Kaudalkanal zur Aufnahme der Aorta, *ccv* für die Vene. *wk* Wirbelkörper. *ch* Chorda. *r* Rippe.

Als Ansatzpunkte jener Scheidewand kommen bei manchen Elasmobranchiern mediale Knorpelfortsätze der Bögen vor, welche bisweilen, z. B. bei Acanthias, so stark entwickelt sein können, daß man sie den Hämalfortsätzen der Störe völlig vergleichen kann (Goette 1878), wenngleich sie sich nicht zu einer kontinuierlichen, queren Brücke zwischen den Gefäßkanälen verbinden.

Sehr beachtenswert sind diese Hämalfortsätze bei Laemargus borealis (Schauinsland), da sich durch sie ähnliche Gebilde bei den Ganoiden (Amia) unmittelbar erklären lassen (Fig. 213a—d). Während sie im vorderen Schwanzabschnitt nicht sehr verschieden sind von den bei Acanthias vorkommenden, beginnen sie sich weiter nach vorn von den unteren Bögen zu emanzipieren, so daß man im Rumpf zunächst die richtigen Bögen der Chordascheide seitlich angeheftet findet und ventralwärts von diesen, lateral von der Medianlinie, zwei kleine Stücke, die von der Seite betrachtet, zwei Knorpelleisten bilden, zwischen denen die Gefäße verlaufen. Die Trennung dieser Gefäßbögen von den richtigen Bögen kann in der mittleren Rumpfregion so weit gehen, daß sie selbst nicht einmal mehr durch dünne Knorpelbrücken miteinander zusammenhängen. Weiter kopfwärts nähern sich dagegen die Hämalleisten wieder mehr und mehr den unteren Bögen bis fast zur völligen Verschmelzung. Ohne diese Gefäßbögen oder Gefäßleisten vom Kopf bis zum Schwanz kontinuierlich verfolgt zu haben, würde es kaum möglich sein, sie richtig zu deuten; sie sind in der That weiter nichts als losgelöste Elemente der unteren Bögen.

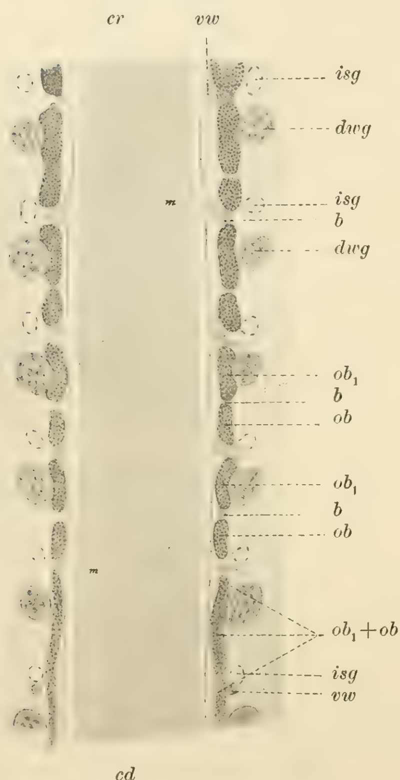


Fig. 214. Horizontaler Längsschnitt durch die Schwanzwirbelsäule eines 7 cm langen Embryos von Triaenodon obesus in der Höhe des Rückenmarkes. Vergr. etwa 25mal. *isg* Intersegmentalgefäße. *ob* aus dem kaudalen Sklerotomabschnitt entstandener Wirbelbogen. ob_1 aus dem kranialen Sklerotomabschnitt entstandener oberer Bogen (Interkalarstück). Bei Triaenodon sind beide von fast gleicher Größe. Beide gehen, kaum voneinander gesondert (ob_1+ob), in die zellhaltige Chordascheide über, und wahrscheinlich wandern auch aus beiden Zellen in diese hinein. (Der kaudale Abschnitt des Schnittes (*cd*) verläuft mehr ventral wie der kraniale (*cr*) und ist bereits dicht an der Chorda gelegen.) *m* Rückenmark. *vw* ventrale Nervenwurzel, dicht hinter dem Intersegmentalgefäß und dem kaudalen Bogen hervortretend. *dwg* Ganglion der dorsalen Nervenwurzel; liegt hier seiner Größe wegen fast völlig auf dem kranialen Bogenstück. *b* das die einzelnen Bogenstücke miteinander verbindende Bindegewebe des skeletoblastischen Gewebes (Ueberrest der „häutigen Wirbelsäule“).

Von großer Wichtigkeit ist es, daß die unteren Bögen an der

Chordascheide bezw. dem Wirbelkörper an ganz verschiedenen Stellen angeheftet sein, scheinbar wandern können, und zwar in der Weise, daß sie im Rumpf und weiter nach dem Kopf hin sich immer mehr dorsalwärts verschieben.

Am auffallendsten ist dieser Vorgang bei den Rochen, offenbar hervorgerufen durch die äußerst starke Abplattung des Körpers.

Einen Uebergang zu ihnen bildet auch hierin Squatina (Goette 1878). Bei ihr ruhen im Rumpfe die Basen der unteren Bögen nicht mehr mit ihrer Hauptmasse an der Unterseite der Wirbelkörper, wie bei den anderen Haien, sondern sie rücken an den Seiten der primären Wirbelkörper hinauf. Infolgedessen verschmelzen sie mit den oberen Bogenbasen frühzeitig zu je einer gleichmäßig dicken Knorpelplatte, welche zur Seite des primären Wirbelkörpers beinahe wie eine gemeinsame Basis des oberen und unteren Bogens erscheint.

Bei Raja und Torpedo ist dieses Verhalten nun noch bedeutend weiter ausgebildet (Goette 1878). Während sich ihre unteren Bögen in der Schwanzregion nicht von denen der übrigen Elasmobranchier unterscheiden, klaffen sie in der Aftergegend bereits weit auseinander und rücken schon an den hintersten Rumpfwirbeln beträchtlich dorsalwärts hinauf (Fig. 219), um mit den oberen Bögen zusammenzustoßen. Dabei verschmelzen zunächst die Basen der beiderlei Bögen wie bei Squatina (Fig. 211). Weiter vorne schreitet aber die Verschmelzung auch lateralwärts fort, so daß das gemeinsame Wurzelstück beider Bögen nicht eine dem primären Wirbelkörper breit anliegende senkrechte Platte, sondern eine von demselben annähernd horizontal abgehende Leiste darstellt. Es ist also nur scheinbar, daß in den vorderen Rumpfpartieen nur obere Bögen vorhanden sind, deren Basen den primären Wirbelkörper seitlich umgreifen und seitliche Fortsätze (Parapophysen) entsenden. In Wirklichkeit sind jene Basen unzweifelhaft durch ein Verschmelzen oberer und unterer Bogenbasen entstanden.

Bei einer Betrachtung der Beziehungen, welche zwischen den Bögen einerseits, Myosepten, Blutgefäßen und Nerven andererseits herrschen (Schauinsland), wird man finden, daß die Verhältnisse recht ähnlich sind denen, wie sie schon bei Callorhynchus vorkommen. Bei Carchariasembryonen z. B. (Fig. 215a) setzen sich die Myosepten an denjenigen der beiden oberen Bögen, welcher dem Wirbelkörper aufsitzt (*ob*), und verlaufen über den letzteren hinweg nach den unteren Bögen. Unmittelbar kaudal von ihnen liegen die intersegmentalen Arterien. Man dürfte kaum fehlgehen, den zwischen je zwei solcher Gefäße liegenden Teil der Wirbelsäule als aus je einem der ursprünglichen Sklerotome entstanden anzusehen. (In der Tat läßt es sich bei Embryonen von Triaenodon obesus nachweisen, daß die von Anfang an zwischen je zwei Ursegmenten vorhandenen Intersegmentalgefäße ihre ursprüngliche Lage wenigstens bis zur Entstehung der knorpeligen Wirbelbögen und Körper beibehalten und demnach auch später einen Rückschluß auf die ehemalige Grenze der Sklerotome zu machen gestatten.) Somit wird man die richtigen oberen und unteren Bögen (*ob*, *ub* in Fig. 215a) als die kaudalen Sklerotomstücke zu betrachten haben, und die oberen — soweit sie vorkommen, auch die unteren — Interkalarbögen (ob_1 und ub_1) als die kranialen.

Es ist dabei sicher von Interesse, festzustellen, daß bei vielen Haifischen, wie gesagt, die kaudalen Stücke die richtigen, dem Wirbelkörper aufsitzenden Wirbelbögen werden, und die kranialen

Fig. 215a.

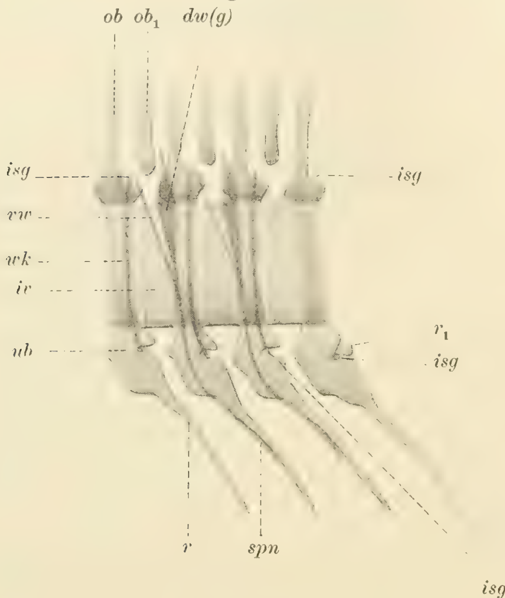


Fig. 215b.

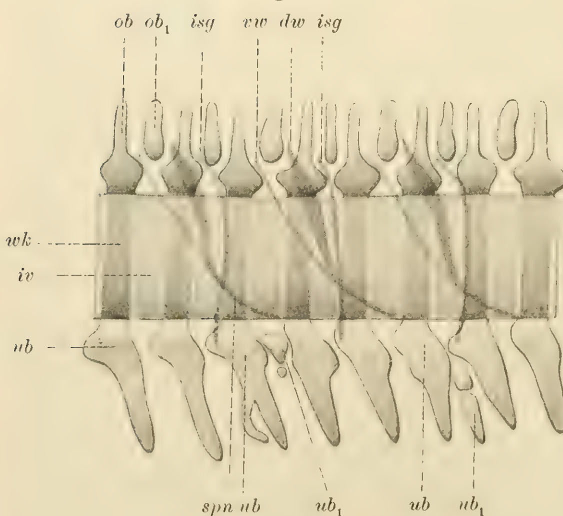


Fig. 215a u. 215b. Ein Teil der Wirbelsäule aus der mittleren Rumpfpartie (Fig. 215a) und ein Teil derselben aus der mittleren Schwanzregion (215b) eines 8,5 cm langen Embryos von Carcharias spec. bei 26mal. Vergrößerung. Methylenblaupräparate (nach van Wijhe) mit Zuhilfenahme von Schnitten. *ob* oberer (aus dem kaudalen Sklerotomabschnitt entstandener) Bogen. ob_1 oberer (aus dem kranialen Sklerotomabschnitt entstandener) Bogen = Interkalarstück. *ub* unterer Bogen. ub_1 unterer (wahrscheinlich aus dem kranialen Sklerotomstück entstandener) Bogen = unteres Interkalarstück (in Fig. 216b). *r* Rippen; eine Trennung derselben von den unteren Bögen ist äußerlich garnicht wahrzunehmen. r_1 ein vielleicht als zweite (kraniale) Rippe zu deutendes Knorpelstück. *wk* Wirbelkörper. *iv* Intervertebralring. *isg* Intersegmentalgefäße. *vw* ventrale Nervenwurzel. *dw* dorsale, zu einem Ganglion anschwellende Nervenwurzel. *spn* der aus der Vereinigung der beiden Wurzeln entstandene Spinalnerv. Man achte sowohl im Rumpf als auch im Schwanz auf die Lage der Austrittsstellen der Nervenwurzeln zu den oberen Bögen und auf die gegenseitige Lage der Intersegmentalgefäße und der Nerven zueinander. Im Schwanz (Fig. 215b) kommt erst auf je zwei Wirbel ein Intersegmentalgefäß und ein Spinalnerv.

die „eingeschalteten Bögen“, während es bei den Holocephalen gerade umgekehrt war (cf. Fig. 215a, 215b, 216 und 218—220). (Wie weit das übrigens auch bei anderen als den hier angeführten Formen der Fall ist, werden weitere Beobachtungen nachzuweisen haben, da es nicht undenkbar erscheint, daß auch bei den Squaliden

und Rajiden dieselben Verhältnisse wie bei den Holocephalen vorkommen können.) Demnach würde der Wirbelkörper vermittelst der kaudalen Bögen ebenfalls von dem kaudalen Sklerotomabschnitt sich herleiten; der kraniale Sklerotomteil würde sich dagegen meistens entweder nur beschränkt oder garnicht an seiner Bildung beteiligen und daher mit Ausschluß jener Partie, in welcher die kranialen (Interkalar-)Bögen entstehen, teils rückgebildet werden, teils zum Aufbau der intervertebralen Regionen Verwendung finden, was aber erst noch durch weitere Untersuchungen aufzuklären wäre.

Am äußersten Schwanzende einiger erwachsenen Squaliden, z. B. bei Triaenodon obesus (Schauinsland), wo die beiden fast ganz gleichartig gebauten oberen Bögen dem Körper völlig gleichmäßig aufsitzen,

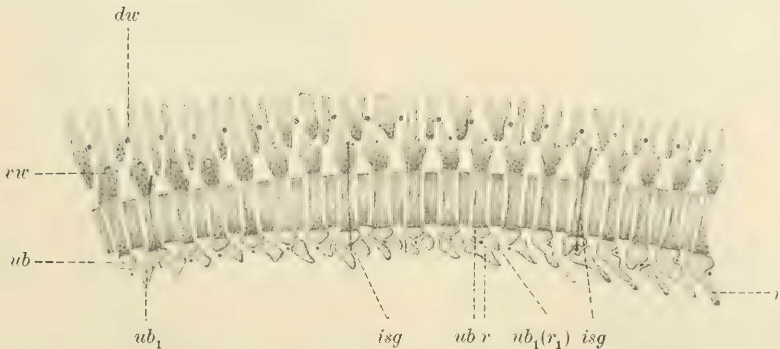


Fig. 216. Der vorderste, unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Abschnitt der Wirbelsäule eines 8,5 cm langen Embryos von Carcharias spec. bei 11-maliger Vergrößerung. Präparationsmethode dieselbe wie bei den vorigen beiden Figuren; auch die Bezeichnung ist dieselbe. Intersegmentalgefäße (*isg*), ventrale Nervenwurzel (*vw*) und dorsale Nervenwurzel (*dw*) sind meistens nicht ausgezeichnet, sondern nur in ihrer Lage angedeutet. Die kaudal von den Intersegmentalgefäßen an den unteren Bögen liegenden Knorpelstücke können als „kraniale" untere Bögen = Interkalarstücke (ub_1), oder auch als Andeutungen von zweiten (kranialen) Rippen gedeutet werden.

scheinen sie allerdings auch beide an seinem Aufbau teilzunehmen, während weiter kranialwärts das kraniale Stück allmählich völlig auf die intervertebrale Region heraufrückt und nur das kaudale mit seiner ganzen Basis dem Wirbelkörper angeheftet ist. Beobachtungen an Embryonen unterstützen diese Annahme (Fig. 214).

In allen diesen Fällen wird man aber an den Zusammenschluß zweier verschiedener Sklerotome zu denken haben, in der Weise, daß sich dem kaudalen Abschnitt des einen Sklerotoms der mehr oder weniger rückgebildete kraniale des nächstfolgenden zur Bildung eines Wirbels anfügte. Inwieweit diese Annahme jedoch allgemeine Giltigkeit hat, wird ebenfalls noch nachzuweisen sein.

Was die Nerven (Schauinsland) anbelangt, so tritt innerhalb je eines, dem ehemaligen Sklerotom gleichzusetzenden Segmentes die ventrale motorische Wurzel nahe dem kaudalen Bogenstück dicht an oder unmittelbar hinter dem Blutgefäß heraus (Fig. 215, 216), während die dorsale sensible kaudal von dem kranialen (Interkalar-)Bogen ihren Ursprung nimmt. Dieses Bogenstück (ob_1) trennt also auch hier noch wie bei Petromyzon die motorische von der sensiblen Wurzel.

Fig. 217.

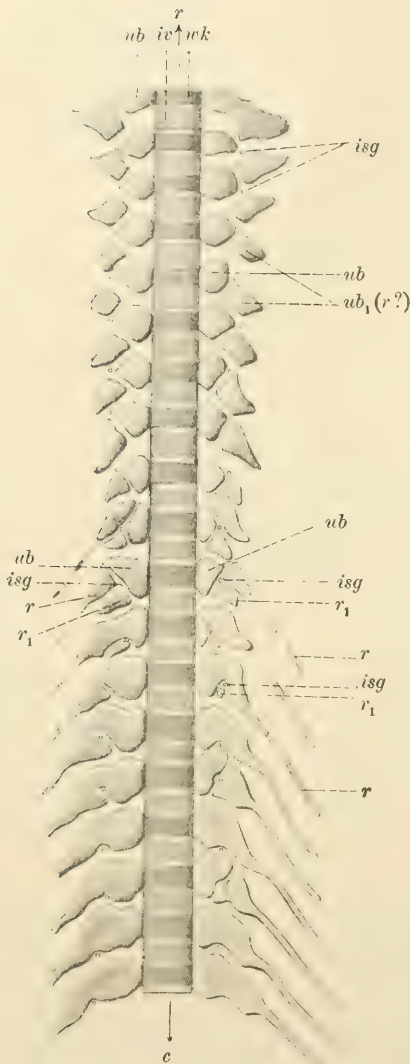


Fig. 218.

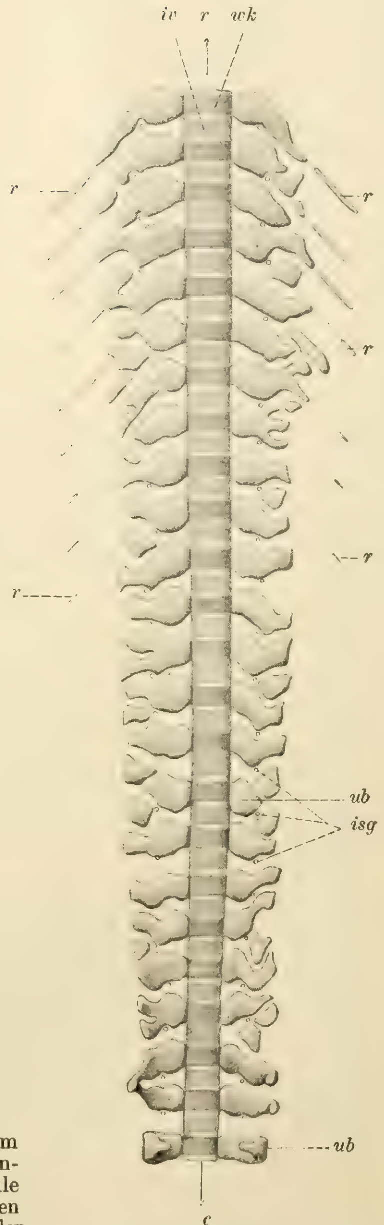


Fig. 217 u. 218. Der unmittelbar hinter dem Schädel gelegene (Fig. 217) und der zum hintersten Rumpfende gehörende Teil der Wirbelsäule nebst 3 Schwanzwirbeln von einem 8,5 cm langen Embryo von Carcharias spec.; Ansicht von der Ventralseite. Vergr. 16mal. Methylenblaupräparate. *r* kraniales, *c* kaudales Ende. *wk* Wirbelkörper. *iv* Intervertebralregion. *ub* untere Bögen (Basalstumpf). *isg* Intersegmentalgefäße. Verfolgt man in Fig 217 die ersten Wirbel, so kann man zweifelhaft sein, ob die getrennt von den unteren Bögen liegenden Knorpelstücke aus dem kranialen Sklerotomabschnitte entstandene untere Bögen (Interkalarstücke) ub_1, oder Rippen (*r?*) sind. Geht man weiter kaudalwärts, so findet man, daß neben der deutlich zu erkennenden Rippe kaudal noch ein kleineres Knorpelstück, durch das Intersegmentalgefäß von ihr getrennt, liegt; dieses würde als der Rest einer

zweiten Rippe aufzufassen sein (r_1), die nach Maßgabe ihrer Lage zu dem Intersegmentalgefäß aus dem kranialen Sklerotomabschnitt abzuleiten wäre, während die bleibende große Rippe aus dem kaudalen sich entwickelt hätte. Noch weiter schwanzwärts verschwinden, bezw. verschmelzen diese kleinen, zweiten Rippen mit den großen. Bei den in Fig. 218 abgebildeten Knorpelstücken ist es wiederum fraglich, inwieweit sie als eingeschaltete untere Bögen, oder als zweite Rippen anzusehen sind. Die Abbildungen zeigen gleichzeitig, daß die Rippen der vorderen und hinteren Rumpfregion eine gewisse Rückbildung erkennen lassen und oft nicht als Ganzes, sondern in mehreren voneinander getrennten Knorpelstückchen innerhalb des bindegewebigen Myoseptums angelegt werden.

Bei dem späteren Wachstum und Näheraneinanderschließen der Bogen kommt es oft zu einer Umwachsung der austretenden Nervenwurzeln seitens der Bogenknorpel, und zwar liegt dann meistens die ventrale Wurzel innerhalb des kaudalen (*ob*) und die dorsale innerhalb des kranialen (Interkalar-)Bogens (*ob*₁ Fig. 216, 219, 220). Die nunmehr scheinbare Zugehörigkeit des motorischen Nerven zu dem je vorhergehenden Sklerotom bezw. Wirbel, auf die bereits v. Jhering (1878) aufmerksam macht, ist somit also erst sekundär hervorgerufen (Schauinsland).

Während die geschilderten Verhältnisse im Rumpfe vorwalten, ändern sie sich im Schwanze der meisten Haie und Rochen derartig ab, daß hier zwischen je zwei Intersegmentalgefäßen bezw. zwei Spinalnerven nicht nur ein Wirbel mit seinen zu ihm gehörigen kranialen und kaudalen Bogenstücken vorkommt, sondern zwei und selbst mehr; wir haben es also auch hier mit der sog. Diplo- und Polyspondylie zu thun (Fig. 215b, 219, 220). Die Lage der intersegmentalen Blutgefäße und der Nerven ändert sich dabei, ebenso wie es auch schon bei Callorhynchus der Fall war, in der Weise (bei Carcharias Fig. 215), daß das Gefäß ebenso wie im Rumpf immer unmittelbar hinter einem Spinalnerv liegt, der sonst auf dieses kaudal direkt folgende Nerv aber nicht vorhanden ist, weil offenbar immer ein Nerv und ein intersegmentales Gefäß ausgefallen sind.

Ueber die Diplo- und Polyspondylie der Elasmobranchier wurde im übrigen bereits bei den Holocephalen gesprochen; darauf sei hier verwiesen und nur noch bemerkt, daß es sich bei ihrem Zustandekommen auch bei den Haien und Rochen aller Wahrscheinlichkeit nach nur um ein nachträgliches Verschmelzen und Ausfallen von Myotomen und der darin enthaltenen intersegmentalen Gefäße und Nerven handelt. Beweisend dafür ist es auch, daß man in den nervenlosen Wirbel- bezw. Bogenstücken bei Embryonen bestimmten Alters nicht selten noch die Löcher findet, durch die die Nerven in vorhergegangenen Entwickelungsstadien vor ihrem Verschwinden offenbar noch durchgetreten sind. So bemerkt man z. B. im Schwanze von Torpedo ocellata-Embryonen (Schauinsland), auch in den Segmenten mit fehlenden Spinalnerven sehr oft in dem kranialen (Interkalar-)Bogenstück Löcher, die ganz genau denen entsprechen, durch welche in den übrigen Segmenten die dorsale Nervenwurzel ihren Weg nimmt (cf. Fig. 219, 220).

Dasselbe ist auch in der „diplospondylen" Schwanzregion jüngerer Acanthias der Fall, in der man sogar bisweilen noch den verschwindenden Nerv als ganz feines Fädchen die später nervenlosen Bögen vermittels kleiner Löcher durchsetzen sieht. Am Schwanzende des Dornhai kommt übrigens erst auf mehr als zwei Wirbelkörper bezw. vier Bogenpaare je ein Spinalnerv („Polyspondylie"), so daß hier also

Fig. 219.

Fig. 220.

Fig. 219 u. 220. Seitliche Ansicht der Wirbelsäule aus der hinteren Rumpf- und der vorderen Schwanzregion (Fig. 219) eines 4,5 cm langen Embryos von Torpedo ocellata bei 16-maliger Vergrößerung. Methylenblaupräparate. *ob* kaudaler, d. h. wahrscheinlich aus dem kaudalen Sklerotomabschnitt stammender oberer Bogen. ob_1 kranialer, d. h. wahrscheinlich aus dem kranialen Sklerotomabschnitt stammender oberer Bogen (Interkalarstück). *ub* unterer Bogen. ub_1 Knorpelstücke zwischen den ersten Schwanzwirbeln der Fig. 219, von denen es zweifelhaft ist, ob sie „kraniale“ untere Bögen (untere Interkalarstücke), oder zu den vorangehenden, geschlossenen unteren Bögen gehörige Rippen sind. *wk* Wirbelkörper. *vs* Verbindungsstück zwischen den oberen und den unteren Bögen. *iv* Intervertebralring. *r* Rippen. *vw* ventrale Nervenwurzel. *dw* dorsale Nervenwurzel. Die erstere tritt aus einer Oeffnung im „kaudalen“, die zweite durch eine Lücke im „kranialen“ oberen Bogen heraus. *spn* Spinalnerven. Nur wenige Nerven sind wirklich ausgezeichnet; der Austritt der übrigen Nervenwurzeln ist nur durch Punkte angegeben. Man ersieht dabei, daß von der mit einem * angedeuteten Stelle der Wirbelsäule an kaudalwärts ein Spinalnerv nur immer erst auf je den zweiten Wirbel fällt. Trotzdem sind an den beiden oberen Bogenstücken der eines Nerven entbehrenden Wirbel dennoch oft Lücken vorhanden von genau derselben Gestalt und an derselben Stelle, wie sie sich an den übrigen zum Durchtritt der Nervenwurzeln vorfinden, wohl ein Zeichen, daß eine Reduktion dieser fehlenden Nerven erst später stattgefunden hat.

auf die Reduktion mehrerer Myotome samt ihren Nerven und trennenden Gefäßen zu schließen ist.

Bei Mustelus laevis (Fig. 222) und einigen anderen Haien sind die hinteren Rumpfwirbel im Gegensatze zu den vorderen und den Schwanzwirbeln von außerordentlicher Länge und besitzen statt ein

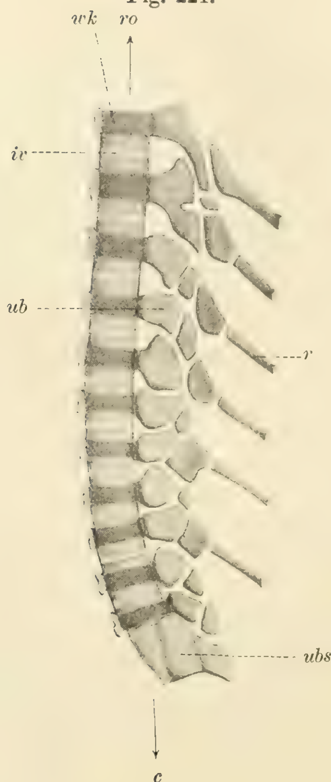
bis zwei Bogenpaaren nicht selten drei bis vier, und zwar in ziemlich regelloser Anordnung. Man muß annehmen, daß hier nicht nur mehrere Myotome reduziert oder miteinander verschmolzen sind, sondern daß damit gleichzeitig auch ganze Sklerotomkomplexe zusammengeflossen sind zur Bildung eines einzigen Wirbel*körpers*, während die Bögen teilweise noch auf die Zahl der Komponenten schließen lassen. Auch das Verhalten der Nerven und Blutgefäße deutet darauf hin; trotzdem letztere bei *jedem* dieser Wirbel vorhanden sind, so liegen sie doch ebenso zu einander, wie an jenen Stellen (im Schwanz), wo sie immer erst bei je dem *zweiten* Wirbel auftreten (Diplospondylie).

Bis dahin ist in der vorliegenden Abhandlung versucht worden, die zu je zwei Paaren auftretenden oberen und unteren Bögen von einer Zweiteilung der ursprünglichen Sklerotome abzuleiten, und auch ferner soll es unternommen werden, manche an der Wirbelsäule sowohl bei den Bögen als auch bei der Bildung der Wirbelkörper selbst sich bemerkbar machenden Erscheinungen auf diese Ursache oder auf damit zusammenhängende Verschmelzungs- und Reduktionserscheinungen zurückzuführen, da diese Erklärungsweise bis jetzt mit den *Beobachtungen* am besten übereinstimmt.

H. Gadow und Miss Abbott (1895) dagegen legen das größte Gewicht auf die *S-förmige* Gestalt der — sich aus je einem Myotom und je zwei (einem ventralen und einem dorsalen) Sklerotomen zusammensetzenden — Protovertebrae (Ursegmente), deren *oberes* Ende sich *schwanz-* und einwärts biegt, während ihr *ventraler* Abschnitt und ihre mittlere Partie sich *kopfwärts* ausbauchen. Diese S-förmige Biegung und das Uebereinandergreifen der protovertebralen Platten ist nach ihnen von grundlegender Bedeutung für das Verständnis der Wirbelsäule, weil es sowohl das fast regelmäßige Vorkommen von mehr als *einem* dorsalen und einem ventralen Bogenpaar (Basalia und Interbasalia Gadow und Abbott) in jedem der späteren vertebralen Segmente der Skleromeren als auch die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule erklärt. Eine Rekonstruktion von Schnitten durch den Schwanz eines 7 mm langen Embryos von Scyllium catulus zeigt nach Gadow und Abbott nämlich: „daß 1) die dorsale Hälfte vom Sklerotom 2 nach unten wächst und dann hinter dem ventralen Sklerotom 1 liegt, 2) die ventrale Hälfte des Sklerotoms 2 vor und unter der dorsalen Hälfte von Sklerotom 3 sich befindet, und daß 3) das Zustandekommen einer physiologischen Einheit durch die Kombination oder Verschmelzung der ungleich numerierten Sklerotomhälften bewirkt wird, so daß die dorsale Hälfte hinter und oberhalb der ventralen Hälfte liegt. Das neue Skleromer I (dorsales Sklerotom 2, ventrales Sklerotom 1) steht nun in folgender Beziehung zu den Myomeren: Das dorsale breite Ende des Skleromer I koincidiert mit dem Myomer I, das Septum zwischen Myomer I und I, 1 verläuft zwischen dem dorsalen Sklerotom 2 und ventralen Sklerotom 1, d. h. gerade quer über dem neuen Skleromer I. Mit anderen Worten, dieses Skleromer liegt innerhalb des Einflusses oder des Bereiches der Wirkung von zwei aufeinander folgenden Myomeren.“

„Wenn A und B zwei aufeinander folgende Sklerotome sind, a und b ihre dorsale, α und β ihre ventralen Hälften, dann setzt sich das neue Skleromer zusammen aus $b + \alpha$ und nicht aus $\frac{A + B}{2}$, weil $b + \alpha$ das

Fig. 221.



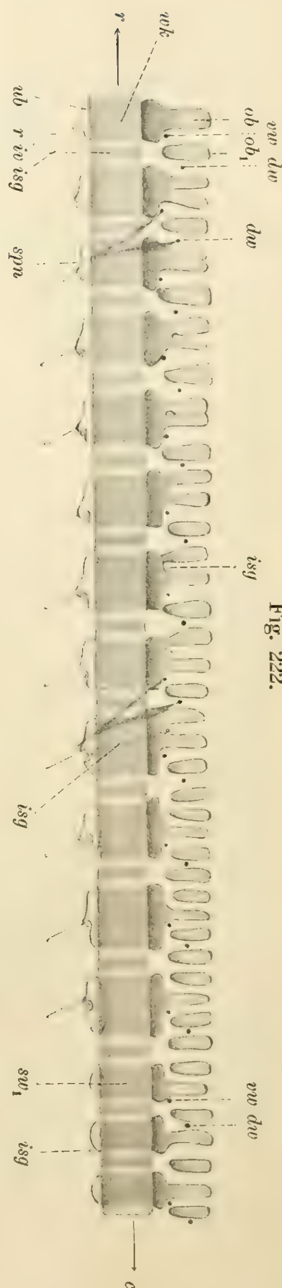


Fig. 223.

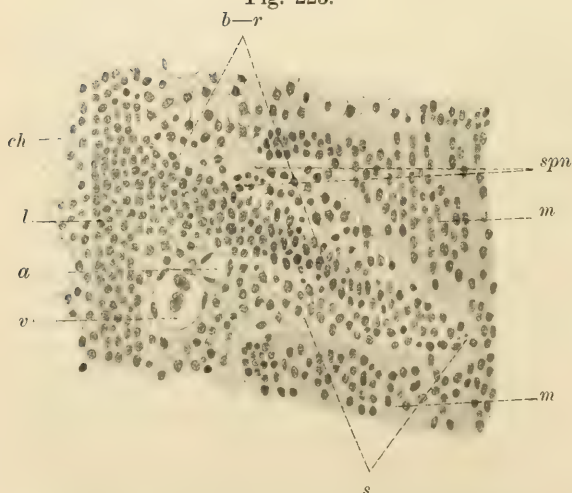


Fig. 221. Das in Fig. 219 in seitlicher Ansicht dargestellte, unmittelbar vor dem Schwanz liegende Stück der Wirbelsäule, von der ventralen Seite bei derselben Vergrößerung betrachtet. Rippen u. s. w. sind nur an der rechten Seite gezeichnet. *ro* rostral oder kranial. *c* kaudal. *ubs* der erste geschlossene untere Schwanzbogen. *wk* Wirbelkörper. *iv* Intervertebralring. *ub* untere Bögen. *r* Rippen. Unter den

zahlreichen an den unteren Bögen (Basalstümpfen) liegenden Knorpelstücken läßt es sich kaum mehr unterscheiden, was als „kraniale“ untere Bögen (Interkalarstücke) oder als Rippen aufzufassen ist, wenngleich es sicher ist, daß beide Arten von Skelettstücken vorhanden sind. Die Abbildung zeigt auch, daß bei den letzten Rumpfwirbeln eine ausgebildete Rippe immer erst auf je den zweiten Wirbel fällt.

Fig. 222. Die letzten Rumpf- und die ersten Schwanzwirbel von einem 10 cm langen Embryo von Mustelus laevis. Vergr. 9mal. Methylenblaupräparat. *r* kranial. *c* kaudal. *wk* Wirbelkörper. *iv* Intervertebralring. *ob* „kaudaler“ (in Bezug auf den ursprünglichen Sklerotomabschnitt) Bogen. ob_1 „kranialer“ Bogen (Interkalarstück). *ub* untere Bögen. *r* Rippen. *isg* Intersegmentalgefäße; ihre Lage zu den oberen Bögen ist meistens durch einen kleinen Ring dargestellt. *vw* ventrale, *dw* dorsale Nervenwurzel; ihre Austrittstellen sind meistens nur durch Punkte angegeben. *spn* Spinalnerv. Vom ersten Schwanzwirbel (*sw I*) an kommt wiederum immer nur ein Spinalnerv auf je zwei Wirbelkörper. Während die vorderen Rumpfwirbel — der erste links abgebildete gehört noch dazu — schmal sind und regelmäßig nur je einen „kaudalen“ und einen „kranialen“ oberen Bogen haben, sind die letzten Rumpfwirbelkörper von sehr bedeutender Länge und besitzen eine ganze Reihe von oberen Bögen. Es ist wahrscheinlich, daß diese Wirbel durch das Verschmelzen mehrerer entstanden sind. Die Nerven und Blutgefäße an diesen Wirbeln verhalten sich, trotzdem sie hier bei jedem Wirbel vorhanden sind, gerade so wie an jenen Stellen im Schwanze, an denen sie sich immer nur bei je dem zweiten Wirbel vorfinden.

Fig. 223. Horizontaler Längsschnitt durch die ventrale, die erste Anlage der unteren Bögen darstellende Leiste (*l*), um die Basalstumpf-Rippenanlage (*b—r*) und ihr Verhalten zum transversalen Septum (*s*) zu zeigen. Die Chorda (*ch*) besitzt hier keine Abgrenzung nach rechts, da der Schnitt nur den ventralen Teil der Chorda getroffen hat und folglich ihre Hülle schief durchschneidet. *spn* Spinalnerv. *a* Arteria, *v* Vena intervertebralis. *m* Muskulatur. Kopie nach E. GÖPPERT.

selbe ist wie $\frac{\text{B dorsal}}{2} + \frac{\text{A}}{\text{ventral 2}}$. Diese Bildungsweise eines Skleromers durch Kombination von miteinander alternierenden Sklerotomhälften erklärt auch die Anwesenheit von acht (vier Paar) Knorpel (Basalia und Interbasalia) an jedem vollsändigen Segment.“ — Nennt man die pyramidale Masse von skeletogenen Zellen, welche von der ventralen Hälfte des Sklerotoms auswächst, einfach das ventrale Sklerotom oder die ventrale Pyramide und die aus der dorsalen Hälfte hervorgehende das dorsale Sklerotom oder die dorsale Pyramide, so „erstreckt sich jede ventrale Pyramide mit ihrer Spitze über die Chorda und bildet dort (getrennt von der ventralen Masse durch das rapide Wachsen der Chorda und ihrer Scheiden) einen Zellhaufen, welcher hinfort hinter der basalen Masse der dorsalen Pyramide bleibt; diese letztere gründet vermittelst ihrer abwärts wachsenden Spitze ebenfalls eine Zellkolonie, aber unterhalb der Chorda und vor der basalen ventralen Masse. Auf diese Weise werden die Basalia und Interbasalia erzeugt.“

GADOW und ABBOTT unterscheiden somit unter den Bögen (Arcualia) Basalia und Interbasalia und von den ersteren wieder Basidorsalia (= obere Bögen, Neuralbögen, Neurapophysen etc. der anderen Autoren) und Basiventralia (= untere, ventrale, hämale Bögen, Basalstümpfe der Autoren) und trennen ebenso die Interbasalia in die Interdorsalia (= Intercalaria neuralia, dorsale Schaltstücke u. s. w.) und in die Interventralia (= Intercalaria haemalia, untere, ventrale Schaltstücke u. s. w.).

Zu den Basalia zählen sie außerdem noch die Supradorsalia und Rippen, sowie Dorsi- und Ventrispinalia und zu den Interbasalia die Suprainterdorsalia und die Infraventralia (Näheres lese man im Original p. 170 ff. nach).

„Jede (der oben erwähnten) Zellkolonieen erhält die Fähigkeit, sich zu einem unabhängigen Knorpelstück zu entwickeln; das Basidorsale verschmilzt nicht mit dem Interdorsale, weil beide die Abkommen von zwei verschiedenen Sklerotomen sind, und das Basidorsale kann sich auch nicht mit seinem eigenen Sproß, nämlich dem Interventrale, vereinigen, weil beide durch die Chorda und ihre Scheiden getrennt wurden und es auch bleiben.“

„Die Anwesenheit von Interbasalien neben den Basalien ist von fundamentaler Bedeutung sowohl in der phylogenetischen als auch in der individuellen Entstehung des Achsenskelettes. Ihr Vorkommen ist nicht eine Eigentümlichkeit der Elasmobranchier und Knorpelganoiden allein; sie sind von den Cyclostomen an bei jedem Fisch und bei jedem anderen Vertebraten anwesend, obgleich nicht immer als unabhängige, typische Interbasalia, sondern häufig in scheinbar ganz heterogene Teile umgeändert.“

Diese eben kurz mitgeteilte Lehre Gadow's ist, was die Entstehungsweise der „Basalia und Interbasalia“ und die Ursache des — wenigstens bei höheren Vertebraten fast immer zu beobachtenden — Alternierens der Myomeren mit den Skleromeren (definitiven Wirbeln) anbelangt, von späteren Arbeiten noch nicht bestätigt worden. Im Gegenteil weisen die Beobachtungen genügend junger Stadien bei den Elasmobranchiern etc. (vergl. auch die bei den Holocephalen gegebene Darstellung) darauf hin, daß bei der Entstehung des Sklerotoms die S-förmige Gestalt des Ursegmentes entweder noch gar nicht vorhanden ist oder wenigstens nicht die von Gadow angenommene große Rolle spielt. Es thut vor allem not, daß die Gadowschen Angaben in seinen sonst vortrefflichen Arbeiten, bevor sie zu einer Grundlage für die Betrachtung der Wirbelsäule-Genese gemacht werden können, durch gute, die Präparate wirklich wiedergebende Abbildungen, anstatt durch rein theoretisch konstruierte diagrammatische Skizzen oder Wirbelanalysen erläutert werden, deren Verständnis überaus schwierig bleibt. —

Zum Schluß ist noch daran zu erinnern, daß, wie bei den Holocephalen, auch bei den übrigen Elasmobranchiern, vor allem namentlich bei den Rochen, in späteren Stadien eine Konkrescenz des vordersten Teiles der Wirbelsäule stattfindet, der dabei bisweilen sogar (bei einigen Haien) auch mit dem Schädel verschmilzt. Der Grund hierfür ist sowohl in einer, durch die Nachbarschaft des Schädels bedingten Unbeweglichkeit der ersten Wirbel zu suchen (so bei den Haien), oder in der Wirkung einer den Schädel bewegenden Muskulatur, wenn es (Rochen) zur Ausbildung einer gelenkigen Verbindung zwischen Cranium und Wirbelsäule kommt.

Bei Aetobates narinari (Euphras.) findet ein derartiges Verschmelzen erst in ziemlich späten postembryonalen Stadien statt (Schauinsland 1900) und erstreckt sich nur auf die äußeren, aus den Bogenbasen bestehenden Teile der Wirbelkörper. Innerhalb dieser einheitlichen Hülle verharren jedoch die stark reduzierten, verkalkten Doppelkegel der primären Wirbelkörper in unverschmolzenem Zustande und verwachsen nicht miteinander, was übrigens auch bei Trygon, Rhinobatus etc. der Fall ist, während bei Raja z. B. später keine Spur von primären Wirbelkörpern mehr vorhanden ist.

Endlich zeigte (Rosenberg 1882 und 1884), daß bei manchen Haifischen, so vor allem bei Carcharias, Wirbel, die embryonal als

richtige freie Wirbel vorhanden sind, postembryonal in den Occipitalteil des Schädels sekundär einbezogen werden; doch das sind Vorgänge, deren Beschreibung bereits zu den Aufgaben des folgenden, den Schädel behandelnden Kapitels gehört.

Rippen. Zum ersten Mal in der Reihe der Wirbeltiere begegnen wir bei den Haien und Rochen Skeletteilen, welche von dem System der unteren Bögen sich herleiten, und denen die physiologische Aufgabe zufällt, den in der Leibeshöhle befindlichen Organen Schutz zu gewähren.

Während früher die Neigung vorhanden war, die Rippen der Vertebraten, im besonderen die der Fische, insgesamt als homologe Bildungen anzusehen (Hasse und Born 1879, Balfour und Parker 1882, Grassi 1883, L. Dollo 1892), macht man jetzt in Bezug auf ihre Lage zur Muskulatur meistens einen Unterschied unter ihnen, zwischen oberen Rippen (bei Selachiern, Amphibien, Amnioten und zum Teil auch bei den Crossopterygiern) und unteren Rippen (bei den Ganoiden, Teleostiern und Dipneusten).

Um diese Unterschiede beurteilen zu können, wird man zunächst einen Blick auf die Stammesmuskulatur und die sie durchsetzenden Scheidewände (Septen) werfen müssen. Die dorsale (oder epaxonische) und die ventrale (oder hypaxonische) Muskulatur wird jederseits durch ein horizontales Septum voneinander getrennt. Die beiderseitigen Hälften der Stammesmuskulatur werden dagegen durch ein dorsales und ventrales sagittales Septum geschieden. Die einzelnen Muskelsegmente oder Myomeren werden gesondert durch die transversalen Septen (intersegmentale Muskelsehnen Goette's), welche den ursprünglichen, die einzelnen Myotome abgrenzenden Myosepten entsprechen. Die transversalen und horizontalen Muskelsepten müssen sich, wie leicht einzusehen ist, an bestimmten Stellen schneiden.

Die Vertebratenrippen liegen nun zwar stets in den transversalen Myosepten; teils finden sie sich aber in den medialen Rändern derselben in unmittelbarer Nachbarschaft des Peritoneums — es sind das die unteren Rippen — teils an den Kreuzungslinien der Transversalsepten und der horizontalen, dorsale und ventrale Seitenmuskulatur voneinander trennenden Scheidewände, und werden dann obere Rippen genannt (Göppert 1895).

Nachdem bereits A. Müller 1853 die Muskeln herangezogen hatte, um Klarheit in die Morphologie der Rippen zu bringen, war es vor allen Goette (1878 und 1879), der auf Grund ihrer ungleichen Lage die Notwendigkeit betonte, zweierlei völlig verschiedene Arten von Rippen bei den Fischen anzunehmen. Ihm folgten in diesen Anschauungen Hatschek 1889, Rabl 1892, Wiedersheim 1893 und endlich nach vorangegangenen Zweifeln auch Gegenbaur 1876 und 1898 (in seinem Lehrbuch).

Die Selachierrippen sind also, wie gesagt, nach der Annahme der meisten neuen Forscher obere Rippen, wenigstens in ihrer überwiegenden Mehrheit, und soweit sie überhaupt physiologisch in Funktion treten.

Was die Art ihrer Entstehung anbelangt, so ist auch bei diesem Punkt wieder über zwei verschiedene Anschauungen zu berichten, deren eine als hauptsächlichsten Vertreter C. Rabl hat. Dieser hält (1893) die Selachierrippen für Produkte des axialen Bindegewebes,

die zu keiner Zeit als direkte Verlängerungen oder als seitliche Fortsätze der ventralen Bögen und Bogenstümpfe erscheinen, sondern von Anfang an selbständige Bildungen darstellen. Sie sind daher weder abgegliederte ventrale Bögen, noch abgegliederte Seitenfortsätze solcher Bögen, sondern selbständige Skelettstücke, welche syndesmotisch mit den ventralen Bögen, bezw. Bogenstümpfen in Zusammenhang stehen. Somit kann man sagen, daß die Rippen der Ganoiden und Teleostier und wohl auch der Dipneusten an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten und des subperitonealen Bindegewebes und zwar, wie es scheint, in direktem Zusammenhang mit den ventralen Bogenstümpfen entstehen; die Rippen der Selachier, Amphibien und Amnioten dagegen an den Durchschnittsstellen des transversalen und des horizontalen Muskelseptums und zwar unabhängig von der Wirbelsäule als selbständige Gebilde. Die Stelle des Ansatzes der Rippen an der Wirbelsäule hängt aber einzig und allein von der Lage des horizontalen Muskelseptums ab.

Vor RABL hatten bereits BRUCH (1863 und 1867), FICK (1878), KÖLLIKER (1879), (Lehrbuch, 2. Aufl.), sowie HASSE und BORN (1879) für verschiedene Vertreter der Vertebraten, namentlich Amphibien, ebenfalls behauptet, „daß die Rippen selbständige Bildungen des intermuskulären Bildungsgewebes der Myomeren sind“ (HASSE und BORN).

Andererseits vertrat aber GEGENBAUR schon immer die Ansicht, daß die Rippen ihren Ausgangspunkt von den unteren Bögen der Wirbelsäule nehmen, und daß sie nicht etwa weiter von ihrer späteren Anlagestelle entstandene, erst sekundär mit den Wirbeln in Verbindung getretene Skeletteile, sondern wirkliche „Abgliederungen von der Wirbelsäule wären“. Man kann sich nach ihm demnach vorstellen, daß die Rippen als Verlängerungen der primitiven Basalstümpfe allmählich in die Myosepten hineingewachsen sind. Ontogenetische Untersuchungen der Rippenentwickelung der Selachier seitens GOETTE's (1878), BALFOUR's (1878), GÖPPERT's (1895) unterstützten diese Auffassung durchaus, da sie die embryonale Anlage der Rippen in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Basalstumpfknorpel, der sie trägt, fanden. Auch wir werden uns dieselbe zu eigen machen, und zwar nicht nur für die Rippen der Selachier allein, sondern für die der gesamten Wirbeltiere.

Wir halten demnach, um es nochmals zu sagen, die Selachierrippen in ihrer Mehrheit für obere Rippen und in Bezug auf diese Lage also für verschieden von den unteren Rippen, wollen jedoch, abgesehen hiervon, nicht so weit gehen, diese beiden Typen in grundsätzlichen Gegensatz zu einander zu bringen, da beide ja Abgliederungen der unteren Bögen sind und in dieser Form sogar an ein und demselben Wirbel vorkommen können (SCHAUINSLAND).

Was nun den Entwickelungsvorgang der Selachierrippe selbst anbelangt, so verläuft er nach GÖPPERT (1895) bei Mustelus vulgaris, Scyllium canicula, Pristiurus melanostomus und Torpedo ocellata, mit seinen Worten geschildert, auf folgende Weise (Fig. 223 u. 224):

„In einem Stadium, in welchem gesonderte Skelettanlagen noch fehlen (Torpedo 15 mm), steht jedes transversale Myoseptum mittelst eines Bezirkes dichterer Zellenanordnung mit dem perichordalen Gewebe, das sich durch dichteres Gefüge vor dem Gewebe der weiteren Umgebung auszeichnet, im Zusammenhang.

Weiterhin entstehen im perichordalen Gewebe der Chorda entlang jene beiden Leistenpaare, — die wir als erste Anlage der oberen und unteren Bögen oben bereits kennen lernten — wobei die Verbindung



Fig. 224. Querschnitt durch die Basalstumpf-Rippenanlage in den vorderen Teilen des Rumpfes eines 48 mm langen Mustelus vulgaris nach E. GÖPPERT. Vergr. 120mal. *b* Basalstumpf. *r* Rippe. *a* in der Entwickelung zurückgebliebener Teil der Basalstumpf-Rippenanlage. *ch sch* Chordascheide. *el* Elastica. *Ao* Aorta. *a. interv.* Arteria intervertebralis. *Spn* Spinalnerv. *nl* Nervus lateralis. *m* Muskulatur.

mit den Myosepten erhalten bleibt. Die Zellbrücken, die den Zusammenhang vermitteln, grenzen sich als Stränge schärfer gegen die Umgebung ab und bleiben medial in kontinuierlichem Zusammenhang mit den ventralen Leisten. Lateral gehen sie ohne Grenze in das noch indifferente Gewebe der Myosepten über.

In den ventralen Leisten sind die Anlagen der Basen der Basalstümpfe enthalten. Die beschriebenen Stränge entsprechen den lateralen Enden der späteren Basalstümpfe und den medialen der späteren Rippen. Das ist also ein Stadium, in welchem der mediale Teil einer einheitlichen Basalstumpf-Rippenanlage zur Sonderung gelangt ist.

Innerhalb der ventralen Leisten sondern sich die den Basalstümpfen zugehörigen, vertebralen Teile durch Auftreten hyaliner Intercellularsubstanz von den intervertebralen Abschnitten. Ferner sondert sich lateralwärts fortschreitend innerhalb des Gewebes der transversalen Myosepten ein Strang von dicht angeordneten Zellen in der direkten Fortsetzung des früher ausgebildeten Abschnittes der Basalstumpf-Rippenanlage. Er entspricht dem Hauptteil der späteren Rippe. Das Gewebe des Septums nimmt im übrigen ein lockeres Gefüge an. Damit ist die einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage in ihrer ganzen Ausdehnung entwickelt.

Jetzt entsteht auch im Bereich der späteren Rippe hyaline Intercellularsubstanz zwischen den Elementen, und zwar beginnt dieser Prozeß innerhalb der Anlage medial und schreitet lateralwärts fort. Es bleibt also ein Bezirk, der, wie aus dem Vergleich mit älteren Stadien ersichtlich, der Gegend der späteren Abgliederungsstelle der Rippe entspricht, noch eine kurze Zeit auf dem Entwickelungszustand des

vorhergehenden Stadiums. Diese Zone ist bei Scyllium und Pristiurus schmaler als bei Mustelus. Die Einheit der Anlage bleibt dabei vollkommen bestehen.

Bald holt der zurückgebliebene Teil der Anlage die übrigen Teile ein. Wir haben dann eine durchweg hyalin-knorpelige, einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage. Die spätere Abgliederungsstelle ist aber noch dadurch kenntlich, daß hier die Knorpelgrundsubstanz schwächer entfaltet ist als in der Nachbarschaft.

Später trennt sich die Basalstumpf-Rippenanlage an der bereits angezeigten Stelle in Basalstumpf und Rippe, indem hier die Knorpelgrundsubstanz fibrillär zerfällt und damit eine ligamentöse Verbindung entsteht. Die frühzeitig auftretenden Besonderheiten der Abgliederungsstelle, sowie der Abgliederungsvorgang selbst sind veranlaßt durch die Aktionen der Seitenmuskulatur."

Wenn gesagt wurde, daß die Rippen regulär als Abgliederungen der unteren Bögen zu betrachten seien, so ist dabei doch nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen nicht auch Fälle zur Beobachtung kommen können, in denen sie scheinbar selbständig im Bindegewebe des Myoseptums entstehen. So lösen nicht selten die hintersten Rippen frühzeitig ihre Verbindung mit der Wirbelsäule und hängen dann nur durch Bindegewebe locker mit ihr zusammen. Diese Rippen sind offenbar aber nur rudimentär, und daher ist jene Erscheinung auch nur als eine sekundäre aufzufassen.

Nicht anders sind jene Fälle anzusehen, in denen man an Stelle einer einheitlichen Rippe nur einige lose zusammenhängende Knorpelstücke im Bindegewebe des Myoseptums liegen sieht (Schauinsland), wie z. B. in den vorderen und hinteren Rumpfpartieen von Carchariasembryonen (Fig. 217, 218).

In späteren Stadien sind die Rippen den unteren Bögen, oder Basalstümpfen, meistens beweglich vermittelst eines Bandapparates angegliedert. Bisweilen machen sich auch bereits die ersten Anzeichen einer gelenkigen Verbindung bemerkbar (z. B. bei Acanthias vulgaris, Göppert 1895). Bei Raja dagegen finden sich die allein vorhandenen vordersten Rippen (Goette 1878) in fester Kontinuität mit den Basalstümpfen; es ist hier demnach wohl die Abgliederung der Rippen von den Bögen unterblieben, ein Umstand, der sicher für die Identität dieser beiden Skelettstücke spricht (Schauinsland). Da, wie wir oben sahen, bei den Rochen die unteren Bögen vom Schwanze an kopfwärts immer mehr dorsal emporrücken (siehe auf Fig. 212 u. 219), so nehmen die an ihnen befindlichen Rippen daran auch teil und erscheinen dann in extremen Fällen, ähnlich wie bei den höheren Vertebraten, fast als Fortsätze der oberen Bögen, was selbstverständlich nur eine sekundäre Erscheinung ist. —

Weil die unteren Bögen häufig ebenso wie die oberen in doppelter Anzahl auftreten (untere Bögen und Interkalarstücke) und dieses Vorkommen wohl auch als der primäre Zustand aufzufassen ist, so ist von vornherein anzunehmen, daß auch die Abgliederungen der unteren Bögen ursprünglich in zweifacher Zahl an jedem Wirbel bezw. jedem Segment zu finden sein werden. Daß Andeutungen hiervon bei den Selachiern und vornehmlich bei embryonalen Stadien vorkommen, erscheint zweifellos (Schauinsland). Man durchmustere die genauen Abbildungen der einschlägigen Verhältnisse im Rumpfe und auch im Schwanze von

Carcharias- und Torpedoembryonen (Fig. 215a, 215b, 216, 217, 218, 219, 221), und man wird finden, daß dort als Spuren zweifacher Rippen zu deutende Knorpelstücke sicherlich vorhanden sind, wenngleich man auch oft im Zweifel sein wird, ob man jene Skelettteile als „Interkalarstücke“ oder als abgetrennte zweite Rippen anzusehen hat. Nicht selten wird für die Beurteilung die Kenntnis des Verlaufes der segmentalen Blutgefäße dabei von Nutzen sein, aus der es sich auch ergibt, daß die in Funktion tretende Rippe meistens kranial von dem Gefäß liegt (also dem kaudalen Sklerotomstück angehört).

Am Anfang der Kaudalregion kommen bisweilen untere Bögen, die sogar zur Bildung des Kaudalkanals ventral geschlossen sind, und obere Rippen vor, so bei Torpedo (Goette 1878) und Pristiurus (Göppert 1895).

Andererseits fand Goette bei Carcharias die Enden der besonders langen ventralen Bögen in der hinteren Rumpf- und der vorderen Schwanzregion mehrfach abgegliedert, und etwas Aehnliches beobachtete Göppert auch bei Cestracion Philippi. Beide Autoren sind geneigt, die betreffenden Stücke als Reste von unteren Rippen (Pleuralbögen) aufzufassen, und Göppert hält es für wahrscheinlich, daß die Vorfahren der heutigen Selachier auch untere Rippen besessen haben, die später aber — von vorne nach hinten vorschreitend — rückgebildet wären.

Wie dem aber auch sein mag, mancherlei weist darauf hin, daß in vielen Fällen als der ursprüngliche Zustand das Vorhandensein von zwei Rippen in jedem Segment anzusehen ist, die sich in Bezug auf ihre Lage oft als obere und untere unterscheiden lassen. Eine Erklärung für dieses Verhalten wird man teils darin zu suchen haben, daß sowohl der kraniale als auch der kaudale ursprüngliche Sklerotomabschnitt je eine Rippe zu produzieren im stande ist, teils darin finden, daß die unteren Bögen offenbar die Fähigkeit besitzen, obere und untere Fortsätze gleichzeitig auszusenden. (Vergleiche auch Ganoiden und Teleostier.)

Ganoiden.

Hauptsächlichste Litteratur: Meckel 1824; v. Bär 1828; J. Müller 1844 u. 1846; Leydig 1853 u. 1857; v. Kölliker 1860 u. 1870; Gegenbaur 1867; W. Müller 1871; Goette 1878 u. 1897; Bridge 1879; Balfour u. Parker 1882; Hasse 1883 u. 1894; Shufeld 1885; Lwoff 1887; Jwanzoff 1887; Schmidt 1892; Klaatsch 1893 u. 1895; Hay 1895; Gadow u. Abbott 1895; v. Ebner 1895, 1896, 1897.

Während bei der überwiegenden Mehrzahl der Elasmobranchier an dem Bau der Wirbelsäule nicht nur die Chorda und ihre Derivate, sondern bereits auch die aus den Ursegmenten herstammenden Elemente in hervorragender Weise beteiligt waren, so daß es mit ihrer Hilfe zur Ausbildung hochentwickelter Wirbelkörper kam, sehen wir bei dem einen Teil der Ganoiden, den Knorpelganoiden, wiederum ein Zurücktreten des perichordalen Baumaterials. Die Chorda und ihre Scheiden sind es bei letzteren hauptsächlich, die die Wirbelsäule bilden und die zeitlebens in ihrem Wachstum weiterschreiten, so daß sie eine sehr beträchtliche Mächtigkeit erreichen. Sie stimmen hierin also vollständig mit den Cyclostomen überein. Obere und untere Bögen erlangen jedoch eine größere Bedeutung wie bei diesen, wenngleich sie auch nicht so weit geht, daß es mit ihrer Hilfe zur Bildung von

Wirbelkörpern kommt. Diese ermangeln den Knorpelganoiden mit Ausnahme etwa des allervordersten Abschnittes der Wirbelsäule vollständig. Ebenso fehlt eine Einwanderung von mesodermalem Zellmaterial aus den Bogenbasen in die Chordascheide, wie wir es bei den Elasmobranchiern antrafen und bei den Dipneusten noch finden werden, durchaus.

Zum ersten Mal in der Tierreihe begegnen wir bei den Knorpelganoiden wirklichen Knochen, wenn auch erst nur in sehr geringer Mächtigkeit. Trotzdem ist es aber gerade diese Gewebsform, die fortan berufen ist, auch bei der Wirbelsäule einen weitgehenden Einfluß auszuüben und in einen gewissen Wettbewerb mit dem bis dahin allein herrschenden Knorpel zu treten, der schließlich immer mehr und mehr zu Ungunsten des letzteren ausfällt. Bereits bei den Knochenganoiden ist das im hohen Grade der Fall und wird hier noch dadurch begünstigt, daß bei diesen mit Hilfe der Bögen richtige Wirbelkörper zur Entwickelung gelangen, die in den meisten Fällen einer vorangehenden knorpeligen Anlage sogar zum größten Teil entbehren.

Es kann dabei nicht ausbleiben, daß bei diesen Ganoiden (den Knochenganoiden) durch die Wirbelkörperbildung eine Beeinflussung der Chorda und ihrer Scheiden stattfindet; wir treffen letztere daher hier zwar noch in einer im Prinzip mit den Knorpelganoiden übereinstimmenden Entwickelung an, können an ihnen aber ein starkes, quantitatives Zurücktreten bemerken. Die Chorda und ihre Derivate haben, namentlich in späteren Stadien, gegenüber dem aus den Ursegmenten abstammenden Baumaterial der Wirbelsäule ganz beträchtlich an Bedeutung verloren, am wenigsten noch bei den im paläontologischen Sinne wahrscheinlich älteren Crossopterygiern, in höherem Grade bei den übrigen Vertretern der Knochenganoiden, namentlich Lepidosteus.

In Bezug auf die einzelnen Entwickelungsvorgänge selbst, wenden wir uns zunächst den

Knorpelganoiden

zu. Nach den Untersuchungen von Leydig (1853), Kölliker (1860 1870), Gegenbaur (1867), Goette (1878), Hasse (1883, 1894) Klaatsch (1893, 1895), v. Ebner (1895, 1896, 1897), Gadow und Abbott (1895), Schauinsland u. A. vollzieht sich bei diesen die Entwickelung der Wirbelsäule auf folgende Weise: Bei ganz jungen Stören (48 Stunden nach der Befruchtung) wird die dicke cylindrische Chorda aus noch nicht vakuolisierten, reichlich mit Dotterkörnchen erfüllteu Zellen zusammengesetzt, deren Grenzen sich nicht genau bestimmen lassen. An der Peripherie dieses Chordastranges findet sich bereits jetzt eine vollkommen gleichmäßige zarte Cuticula (Hasse 1894), während perichordale Zellen in dieser Zeit noch nicht vorkommen. — Bei einem etwa 6 Tage alten Embryo ist die Vakuolenbildung in den Chordazellen bereits weit vorgeschritten (Fig. 225); es ist kein Grund vorhanden, anzunehmen, daß diese auf eine andere Weise erfolgt ist, wie sie z. B. oben bei den Holocephalen näher geschildert und von Goette zum ersten Mal bei den Teleostiern mitgeteilt wurde. Jedenfalls ist diese Annahme bedeutend wahrscheinlicher als etwa die Ansicht Lwoff's (1887), daß die Vakuolen durch Desorganisation der Zellen und gleichzeitiges Auftreten von Gasen in der Chordasubstanz entständen, eine Angabe, die bis jetzt noch keine Bestätigung gefunden hat.

Gleichzeitig mit den Vakuolen in der Chorda hat sich eine protoplasmatische Rindenschicht — Chordaepithel (LEYDIG, GEGENBAUR) — ausgebildet, und wahrscheinlich in direktem Zusammenhang damit lassen sich von nun an — bei 4—6-tägigen Embryonen (SCHAUINSLAND) — an der bis dahin einheitlichen Scheide der Chorda zwei Lagen unterscheiden, eine äußere, vorläufig noch sehr dünne und eine innere dickere (Fig. 226). Bei älteren Embryonen werden dann die beiden Lamellen der Chordascheide von größter Deutlichkeit (HASSE 1894, KLAATSCH 1895, SCHAUINSLAND) — siehe Fig. 227 —. Wir haben also auch hier wieder die wohl für alle Ichthyopsiden typischen beiden Scheiden der Chorda, die elastische — die äußere — und die Faserscheide — die innere der beiden Lamellen. Wahrscheinlich wird auch bei den Ganoiden die erstere derselben von der Chorda vor ihrer Vakuolisierung abgeschieden (daher primäre Chordascheide von KLAATSCH genannt) und die letztere (die sekundäre Chordascheide, KLAATSCH) von dem mit der Vakuolenbildung gleichzeitig auftretenden Chordaepithel.

Die Behauptung LWOFF's, daß die gesamte Chordascheide, sowohl die elastische als auch die faserige, nicht von der Chorda, sondern von dem sie umgebenden perichordalen Bindegewebe erzeugt würden, und daß innerhalb der Faserscheide Zellen vorkämen, aus denen die in ihr später vorhandenen Fibrillen sich entwickelten, ist als eine irrtümliche anzusehen. Ebenso ist die Angabe KÖLLIKER's und RETZIUS' über die Gegenwart einer Elastica interna zwischen Faserscheide und Chordaepithel nicht bestätigt worden. v. EBNER u. A. geben vielmehr mit Bestimmtheit an, daß sich außer in der Elastica externa — die als elastische Membran zuerst von LEYDIG beschrieben wurde — keine elastischen Fasern in der Chordascheide des Störs nachweisen lassen.

Die ganze Chordascheide, deren bemerkenswerte Uebereinstimmung mit den Zuständen bei den Cyclostomen namentlich GOETTE zuerst betonte, erreicht später eine beträchtliche Stärke und zeigt dann histologisch einen recht komplizierten Bau (v. EBNER 1896, 1897). Die leimgebende Faserscheide besitzt drei Schichten, welche sich durch die Anordnung der Faserbündel unterscheiden. Der Verlauf derselben und ihre Wellenbiegungen sind im allgemeinen ganz ähnlich wie bei den Cyclostomen (vergl. diese), und auch bei den Stören sind als äußerer Ausdruck ihrer Anordnung die vier charakteristischen Nahtlinien an der Oberfläche der Chordascheide kenntlich. Bei Acipenser kommt aber zu den Wellenbiegungen der Bündel, parallel zur Oberfläche der Chorda, noch eine Durchflechtung derselben in transversalen Ebenen hinzu.

Die elastische Scheide ist von zahlreichen runden Löchern durchbohrt und zeigt eine Zusammensetzung aus quer verlaufenden, spindelförmigen, dicht aneinander gefügten Fasern; sie steht an ihrer Außenseite in Zusammenhang mit elastischen Fasern, die in das skelettbildende Gewebe, zum Teil auch in die der Elastica dicht anliegenden Bogenknorpel eindringen (KLAATSCH, v. EBNER).

Die Chorda wächst zeitlebens weiter und stellt einen sehr voluminösen, derben Cylinder dar, der für die Festigkeit der Wirbelsäule von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist. Sie besteht durch und durch aus einer zelligen Masse ohne größere Hohlräume. Die Membranen der einzelnen kleinen Vakuolen zeigen keine deutlich fibrilläre Struktur (v. EBNER).

Die in früherer Zeit, insbesondere von Kölliker vertretene Ansicht, daß das Gallertgewebe der Chorda als eine Art Zellenknorpel zu betrachten sei, kann, so allgemein ausgedrückt, heute kaum mehr als giltig angesehen werden, da namentlich auch in histochemischer Hinsicht (von G. Retzius und Sternberg besonders bei Cyclostomen

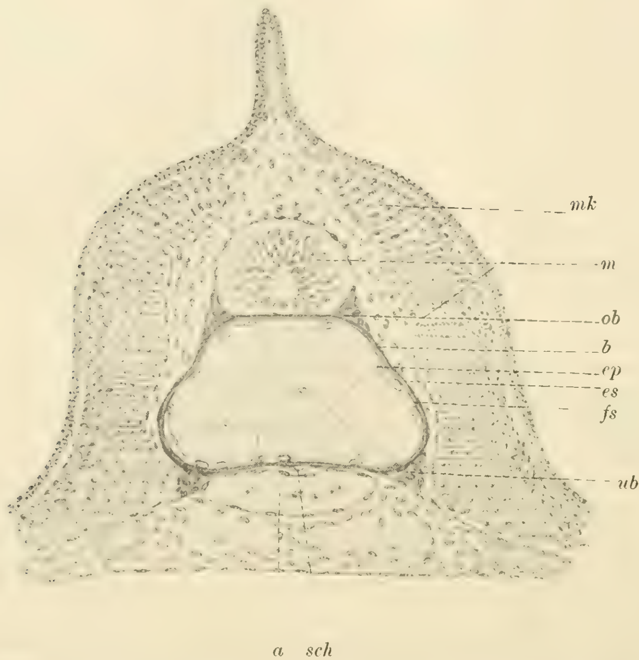


Fig. 225. Querschnitt durch einen Embryo von Acipenser sturio, der 6 Tage 16 Stunden nach der Befruchtung alt war. Vergr. 90mal. *es* elastische Scheide. *fs* Faserscheide. *ep* protoplasmatische Rindenschicht der Chorda (Chordaepithel). *b* innerste, sich der Chordascheide dicht anlegende Schicht (skeletoblastische Schicht) des perichordalen Bindegewebes. *ob* und *ub* Basen der oberen und unteren Bögen, die sich in dieser Schicht entwickelt haben; sie sind noch zum größten Teil bindegewebig. *sch* Subchorda. *a* Aorta. *m* Rückenmark. *mk* Muskeln.

nachgewiesen) die Zurechnung der Chorda zum Knorpelgewebe keine Berechtigung besitzt. Bei höheren Vertebraten werden wir andererseits allerdings später finden, daß das Chordaepithel hin und wieder im stande ist, knorpelähnliches Gewebe zu erzeugen.

Auch bei Acipenser kommt im Centrum der Chorda ein Chordastrang vor, der in der Kopf- und Schwanzregion rundlich ist, im Rumpfteil dagegen die Form eines platten, in der Horizontalebene liegenden Bandes annimmt. Ebenso wie bei den Cyclostomen besteht er auch hier nur aus stark verlängerten, dickwandigen Vakuolen.

Eine Subchorda ist ebenfalls bei den Knorpelganoiden vorhanden; sie besitzt zur Zeit ihrer größten Entwickelung eine sich genau so wie die Elastica externa färbende dünne Scheide (Schauinsland).

Der Chordascheide sitzen obere und untere knorpelige Bögen auf. Die erste Entstehung des perichordalen Bindegewebes,

in dem sich die Bögen entwickeln, ist bis jetzt noch nicht beobachtet worden, doch läßt sich nach den bei den anderen Vertebraten festgestellten Thatsachen kaum daran zweifeln, daß es auch beim Stör sich aus den Ursegmenten, im besonderen den Sklerotomen, herleitet.

Die Annahme HASSE's (1894), daß es aus Blutkörperchen gebildet werde, die durch die Aortenwand hindurch auswandern, dürfte kaum Bestätigung finden.

Auffallend ist die regelmäßige Anordnung der medial gelegenen perichordalen Elemente schon in ganz frühen Stadien (HASSE 1894): man kann dadurch von vornherein eine der Chordascheide von außen dicht anliegende skeletoblastische Schicht von dem mehr locker gefügten, weiter peripher liegenden Bindegewebe unterscheiden. Die erstere ist ähnlich wie bei den Elasmobranchiern hauptsächlich an je zwei dorsalen und ventralen, auf der Chordascheide verlaufenden Längsreihen in größerer Mächtigkeit ausgebildet (GADOW 1896) und stellt hier die erste Andeutung der oberen und unteren Bögen dar (Fig. 225). Während diese anfangs nur „häutig" sind, macht sich bald Knorpel in ihnen bemerkbar. Die dann entstandenen knorpeligen oberen und unteren Bögen, die der Chordascheide unmittelbar aufsitzen, bleiben, mit Ausnahme des vordersten Teiles

Fig. 226.

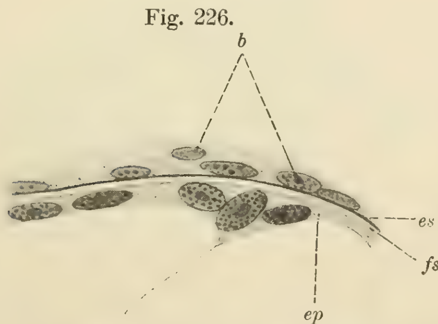


Fig. 227.

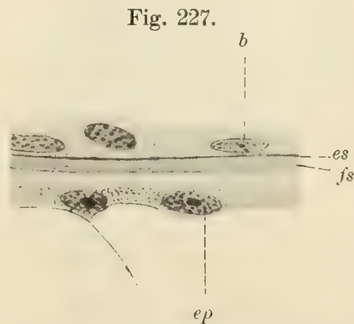


Fig. 226 u. 227. Fig. 226 zeigt ein Stück der Chordascheide des in Fig. 225 abgebildeten Querschnittes und Fig. 227 ein ebensolches Stück des in Fig. 228 abgebildeten Querschnittes bei 990-facher Vergr. *es* elastische Scheide. *fs* Faserscheide. *ep* protoplasmatische Rindenschicht der Chorda (Chordaepithel). *b* innerste, der Chordascheide unmittelbar anliegende Schicht (skeletoblastische Schicht) des perichordalen Bindegewebes.

der Wirbelsäule, dauernd voneinander getrennt. Obere und untere Bögen werden durch keine Knorpelschicht, sondern nur durch skeletogenes Bindegewebe (Fig. 228 etc.) miteinander verbunden. Es kommt daher auch nicht zur Bildung von Wirbelkörpern; diese werden funktionell vertreten durch die mächtige Chorda mit ihrer Scheide (Fig. 228, 229, 230, 232, 233).

Sowohl von den oberen als auch von den unteren Bögen kommen je zwei in jedem Körpersegment vor. Namentlich in jüngeren Stadien sind diese großen „Bogen-" und kleinen „Interkalarstücke" äußerst regelmäßig ausgebildet (siehe die Abbildung der vorderen Wirbelsäule eines jungen Hausen auf Fig. 230). Später zeigen die „Interkalarstücke" öfter Unregelmäßigkeiten und können auch in mehrere Teile zerfallen. Die Wirbelsäule von Polyodon (BRIDGE, SCHAUINSLAND) weist aber nach dieser Richtung hin auch bei Er-

wachsenen noch eine fast schematische Anordnung auf (Fig. 232, 233). Es kommt also bei den Knorpelganoiden in Bezug auf die Bogen regulär eine primäre Diplospondylie vor.

Fig. 228.

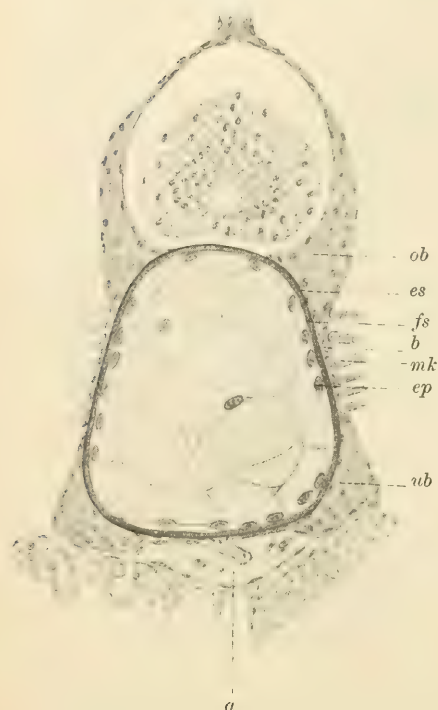


Fig. 229.

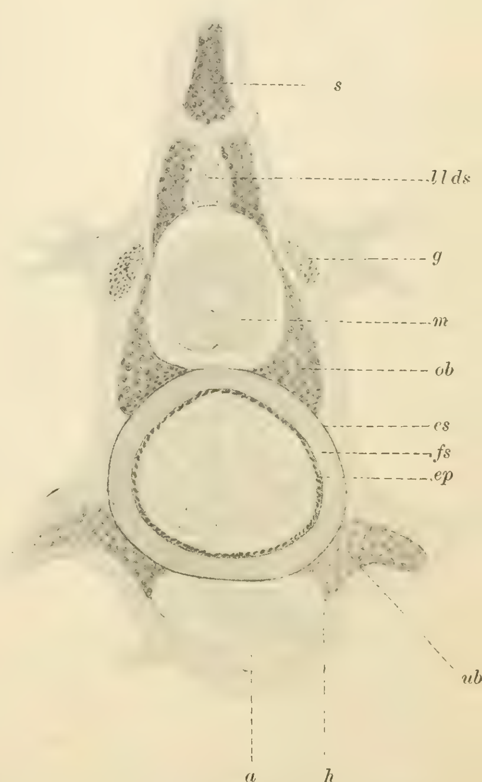


Fig. 228. Querschnitt durch einen 32 Tage alten Störembryo (Acipenser sturio). Vergr. 90 mal. *es* elastische Scheide. *fs* Faserscheide. *ep* „Chordaepithel". *ob, ub* obere und untere Bögen, zum größten Teil bereits knorpelig. *b* perichordales Bindegewebe, das die oberen und unteren Bögen miteinander verbindet. Dieses zusammen mit Chorda und Chordascheide könnte man gleichsetzen dem „primären Wirbelkörper" GOETTE's, während es zur Bildung eines „sekundären" wegen der ausbleibenden Umwachsung der Chordascheide seitens der Bogenbasen nicht kommt. *a* Aorta. *mk* Muskelfasern.

Fig. 229. Querschnitt durch den Rumpf eines 53 mm langen Acipenser stellatus. Vergr. 40 mal. *es* elastische Scheide. *fs* Faserscheide. *ep* „Chordaepithel". *ub* untere Bögen. *h* Hämalfortsätze derselben zur Umschließung der Aorta (*a*). *ob* obere Bögen. Nach Umschließung des Medullarrohres (*m*) weichen sie dorsal von diesem nochmals auseinander und bilden dadurch einen zweiten Hohlraum, in welchem ein elastisches Band (*llds*) liegt. *s* sogenannter Dornfortsatz. *g* Ganglion der sensiblen Nervenwurzel.

Das Verhältnis der beiden Bogenstücke zu den Myosepten, Blutgefäßen und Nerven ist — bei jungen Hausenembryonen — folgendes (SCHAUINSLAND):

Die Myosepten verlaufen (Fig. 230, 231) an der kaudalen Seite der großen oberen Bogenstücke, überschreiten in einer gewöhnlich fast senkrechten Linie die Chorda, gelangen dann auf das größere

untere Bogenstück und von diesem auf die Rippen. — Unmittelbar hinter den Myosepten finden sich die intersegmentalen Blutgefäße. Nehmen wir, wie wir es bis jetzt immer gethan haben, die Myosepten und die Blutgefäße als die noch jetzt giltigen Grenzen der ehemaligen Ursegmente bezw. der Sklerotome an, so entsprechen

Fig. 230.

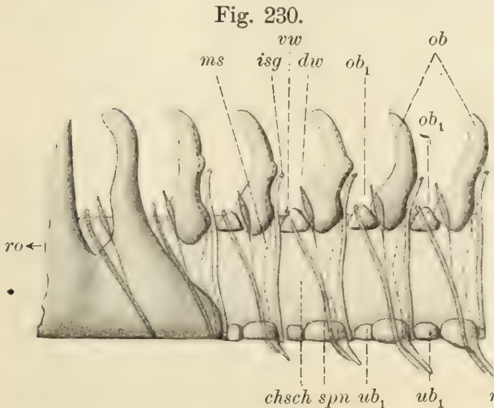


Fig. 230. Vorderstes Ende der Wirbelsäule eines 36 mm langen Hausen (Acipenser huso). Vergr. 26 mal. *ro* rostral. *isg* Intersegmentalgefäße. *ms* Myosepten. *vw* ventrale, *dw* dorsale Nervenwurzel, die sich vereinigen zum Spinalnerv (*spn*). *ob* kaudale obere Bögen. ob_1 kraniale obere Bögen (obere Interkalarstücke). *ub* kaudale untere Bögen. ub_1 kraniale untere Bögen (untere Interkalarstücke). *r* knorpelige, an den kaudalen unteren Bögen sitzende Rippen. An dem kranialen Wirbelsäulenende sind die unteren Bögen nicht nur unter sich, sondern auch mit den oberen zu einer die Chordascheide (*chsch*) seitlich umgebenden Knorpelmasse verschmolzen. Hier werden auch die kranialen kleinen oberen Bogenstücke vermißt, sei es, daß diese überhaupt nicht angelegt werden oder erst in späteren Stadien erscheinen.

Fig. 231.

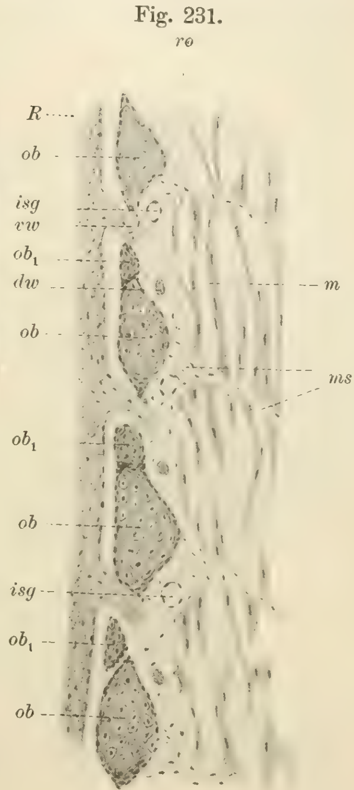


Fig. 231. Rechte Hälfte eines horizontalen Längsschnittes durch die Wirbelsäule eines 36 mm langen Hausen (Acipenser huso) aus der hinteren Rumpfgegend. Der Schnitt hat das Rückenmark gerade in der Höhe des Austrittes der ventralen Nervenwurzeln getroffen. *ro* kraniales Ende. *ms* Myoseptum. *isg* Intersegmentalgefäße. *R* Rückenmark. *vw* ventrale Nervenwurzel. *dw* Querschnitt der dorsalen Nervenwurzel. *ob* kaudale Bogenstücke. ob_1 kraniale Bogenstücke (obere Intercalaria); sie liegen, wie man sieht, zwischen den beiden Nervenwurzeln. *m* Muskelfasern.

wiederum die kleinen Bogenstücke (Interkalarstücke) dem kranialen Abschnitt des Sklerotoms und die großen oberen und unteren Bogenstücke samt den Rippen dem kaudalen. Die ventrale (motorische) Nervenwurzel entspringt dicht hinter den Intersegmentalgefäßen, die dorsale (sensible) sowohl weiter kaudal als auch dorsal davon. Beide Wurzeln vereinigen sich erst, nachdem sie eine Strecke weit selbständig verlaufen sind, zu den Spinalnerven. Es ist sehr bemerkenswert, daß bei jungen Embryonen der Knorpelganoiden also noch das ursprüngliche, bei Petromyzon und den Elasmobranchiern vorkommende Verhältnis herrscht, daß

das kraniale Bogenstück zum größten Teil noch zwischen der ventralen und der dorsalen Wurzel gelegen ist.

An älteren Tieren ist das häufig nicht mehr so deutlich zu sehen; bei dem zunehmenden Wachstum sowohl der kaudalen als auch der kranialen Bogenstücke rücken diese dicht aneinander (Fig. 232, 233) und die Austrittsstellen der Nerven liegen dann oft nicht mehr zwischen diesen Knorpelstücken, sondern in ihnen. Die ventrale

Fig. 232. Fig. 233.

Fig. 232 und 233. Ein Teil der Wirbelsäule am Uebergang der Rumpf- zur Schwanzregion (Fig. 232) und ein Teil des unmittelbar auf den Schädel folgenden Abschnittes eines jungen Polyodon folium (Spatularia) bei etwa $3\frac{1}{2}$-maliger Vergrößerung. *isg* Intersegmentalgefäße. *vw* ventrale, *dw* dorsale Nervenwurzel bezw. ihre Austrittsstelle. *spn* der aus ihrer Vereinigung hervorgegangene Spinalnerv. *ob* kaudaler oberer Bogen, ob_1 kranialer oberer Bogen; an dem vordersten Ende der Wirbelsäule (Fig. 233) ist er mit dem kaudalen Bogenstück des vorhergehenden Segmentes verschmolzen. *ub* kaudaler unterer Bogen. ub_1 kranialer unterer Bogen. *ubc* erster zum Schwanze gehöriger unterer Bogen. *chsch* Chordascheide. *s* sog. „Dornfortsatz“.

Wurzel kann dann durch die Spitze des kleinen kranialen Bogenknorpels hinaustreten und die dorsale sogar durch den hinteren Rand des nächst vorhergehenden kaudalen Bogenstückes (Fig. 232, 233), so daß die sensible Wurzel also scheinbar zum vorhergehenden Segment gehört. Es liegt auf der Hand, daß dieses Verhalten nur ein sekundäres ist. Die Angabe v. Jhering's (1878) — welcher das kleinere kraniale Bogenstück für das „Cruralstück“ und das kaudale große für das „Intercalare“ hielt — daß die beiden Nervenwurzeln beim Stör ebenso wie bei den Haien (bei denen es übrigens, wie wir sahen, auch nicht zutrifft), die Skelettstücke des vorhergehenden Segmentes durchbohren, ist daher ebensowenig gerechtfertigt wie die Annahme anderer Autoren, daß die dorsale Wurzel in der Regel vor der ventralen heraustritt.

Des weiteren wäre von den Bögen, namentlich aus späteren Entwickelungsstadien, noch folgendes zu berichten: Die oberen Bögen

stoßen oberhalb des Rückenmarkes zusammen, verschmelzen aber dort entweder gar nicht oder nur im hintersten Abschnitt der Fuge, und setzen sich von hier aus noch weiter dorsal fort. Dadurch wird ein zweiter Hohlraum von ihnen gebildet (Fig. 229 und 234), in welchem ein starkes elastisches Band, das Ligamentum longitudinale dorsale superius (KLAATSCH), verläuft. Nach oben hin wird diese Rinne durch Knorpelstücke, die oftmals in doppelter Zahl vorhanden sind (Fig. 229 und 232) und die teils für obere Dornfortsätze, teils (GOETTE 1878) für die Homologa von Flossenträgern gehalten werden, — was sicher wohl auch richtiger ist — geschlossen.

An den unteren Bögen ist in späterer Zeit bemerkenswert, daß statt des die Aorta ventral abschließenden Bandes sekundär eine Knorpelspange entsteht, indem je ein medianwärts gerichteter „Hämalfortsatz“ (siehe auch die Angaben über Laemargus unter den Elasmobranchiern) des rechten sich mit dem des linken Bogens vereinigt (GOETTE 1878). — Im Schwanz verschmelzen die unteren Bögen ventralwärts und bilden einen breiten, weit nach hinten gerichteten Dorn. In dem dadurch entstandenen, ventral vom Knorpel völlig geschlossenen Kaudalkanal liegt zu unterst die Vene und darüber, von ihr durch die eben erwähnten Hämalfortsätze — welche sich hier aber noch nicht immer vereinigt haben — getrennt, die Aorta. (Bei Scaphirhynchus verwachsen übrigens die unteren Bögen im Schwanze nicht miteinander, IWANZOFF 1887.)

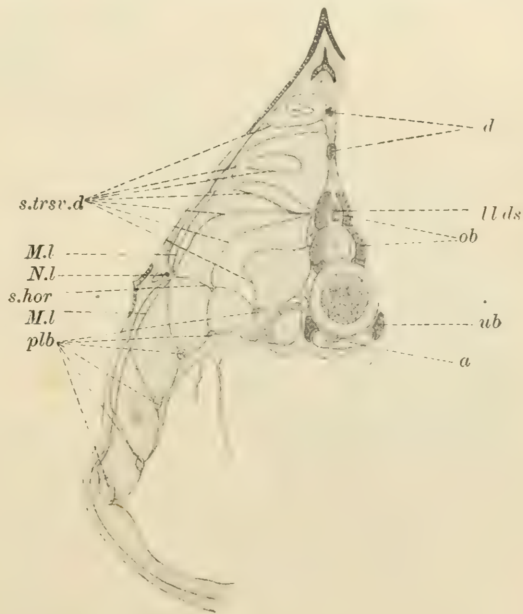


Fig. 234. Querschnitt durch den vorderen Teil des Rumpfes eines 12 cm langen Acipenser ruthenus bei $5^1/_2$-facher Vergrößerung nach GÖPPERT. *s.trsv.d* dorsale Transversalsepten. *s.hor* Horizontalseptum. *M.l* Muskel der Seitenlinie. *N.l* Nervus lateralis. *ob* obere Bögen. *ub* untere Bögen (Basalstümpfe). *m* Rückenmark. *llds* oberes dorsales elastisches Längsband. *d* obere Dornfortsätze. *a* Aorta.

Während sonst im ganzen Verlauf der Wirbelsäule obere und untere Bögen durch einen weiten Zwischenraum voneinander getrennt sind, verschmelzen sie am vordersten Ende in ähnlicher Weise wie bei den Holocephalen (Fig. 230) und bilden so eine breite, die Chordascheide völlig umgebende Knorpelmasse.

Ebenso können an den dicht hinter dem Cranium liegenden Abschnitten die kranialen (Intercalaria) und kaudalen Bogenstücke zusammenfließen, und es ist interessant, daß bei Polyodon (Fig. 233) dabei die Stücke aus verschiedenen Segmenten sich vereinigen.

indem das kleine kraniale mit dem großen kaudalen des vorhergehenden Segmentes verwächst. —

Knochen tritt an vielen Stellen der Wirbelsäule, namentlich an den unteren Bögen im Schwanze, den oberen Dornfortsätzen oder Flossenträgern (Fig. 232) und den mittleren Abschnitten der Rippen in Gestalt eines glatten, rindenförmigen und zellenlosen äußeren Belags des Knorpels auf.

Rippen. Ueber ihre Entwickelung ist bis jetzt noch nichts Näheres bekannt geworden. Im ausgebildeten Zustand sind sie — im Gegensatz zu den bis jetzt besprochenen Rippen der Elasmobranchier — bezüglich ihrer Lage zur Muskulatur und den Septen als untere Rippen oder echte Fischrippen (Pleuralbögen, GOETTE) aufzufassen, wie sie sonst noch bei den übrigen Ganoiden, den Teleostiern und Dipneusten vorkommen. Auch hier wie überall geht mit ihnen eine erhebliche Bedeutung der ventralen Muskulatur (Fig. 234) Hand in Hand.

Fig. 235.

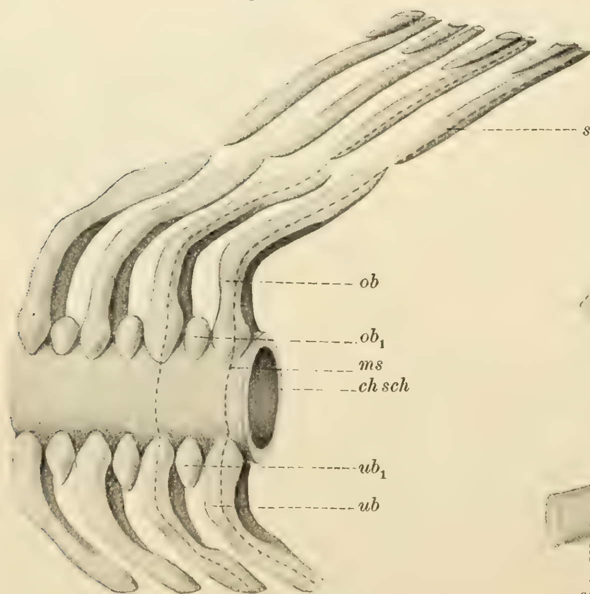


Fig. 236.

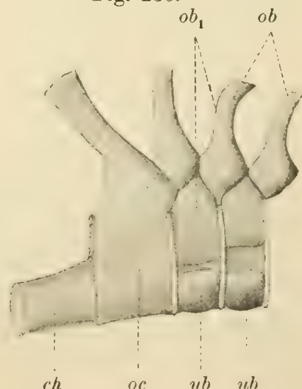


Fig. 235. Teil der Schwanzwirbelsäule einer 3 cm langen Amia calva bei etwa 11-maliger Vergrößerung, nach einem Wachsplattenmodell in verkleinertem Maßstabe gezeichnet. *chsch* Chordascheide. *ob* obere, *ub* untere — kaudale — Bögen. ob_1 obere, ub_1 untere — kraniale — Bögen. *s* Flossenträger (Dornfortsätze). *ms* Myosepten, deren Verlauf durch die punktierte Linie am kaudalen Rande der kaudalen Bögen angegeben ist.

Fig. 236. Das vorderste Ende der Wirbelsäule einer etwa 3 cm langen Amia bei 27-facher Vergrößeruug. *ob* obere Bögen; sie liegen völlig intervertebral. *ub* untere Bögen. ob_1 kraniale obere Bogenstücke; sie und die unteren Bögen sind fest miteinander vereinigt. *oc* der nach SAGEMEHL aus drei verschmolzenen Wirbeln entstandene Occipitalteil des Schädels. Man kann an dem dazu gehörigen Bogenteil noch eine schwache Andeutung von dem einen darin auch verschmolzenen, kleinen kranialen Bogen sehen. *ch* Chorda mit ihrer Scheide. Rippen sind von diesem Präparat nicht gezeichnet; in Wirklichkeit finden sie sich jedoch bei jungen Tieren von dem ersten Wirbel an, die vordersten scheinen später aber wieder zu verschwinden.

Sie erscheinen als unmittelbare Fortsätze der kaudalen unteren Bogenstücke (Fig. 230) bezw. als Abgliederungen von ihnen. Diese Abtrennung, wie überhaupt das Auswachsen der Rippen aus den kurzen unteren Bögen (Basalstümpfen) kann man sich als eine Folge der Zugwirkung vorstellen, welche bei der Kontraktion der Myomeren die Myosepten auf die Teile der Wirbelsäule, an denen sie befestigt sind, ausüben, und die zum Teil durch die Rippen übertragen wird, welche die feste Verbindung der Septen mit den ersteren vermitteln (Göppert 1895).

Uebrigens sieht Goette (1878) die geschlossenen unteren Schwanzbögen (ebenso wie bei den Knochenganoiden) für Homologa der Rippen an oder vielmehr der Rippen + den Bogenbasen, an denen sie angeheftet sind, während J. Müller (1846) sie nur den letzteren (den Parapophysen) gleichstellt und Gegenbaur sie für gleichbedeutend mit einem gewöhnlichen vollständigen unteren Bogen hält. Auch aus diesen verschiedenen Anschauungen scheint es hervorzugehen, daß man Rippen und untere Bögen nicht in Gegensatz zu einander bringen sollte, da beide genetisch zu einander gehören und sich nur durch die physiologisch bedingte, vorhandene oder fehlende Abgliederung unterscheiden.

Knochenganoiden.

Man hat bei den Knochenganoiden eine Anzahl Formen miteinander vereinigt, die eine recht abweichende Organisation aufweisen. Unter ihnen mag zunächst die Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule von **Amia** vorangestellt werden, da die Kenntnis derselben nicht nur für die Beurteilung der Wirbelsäulengenese der Ganoiden, sondern der Vertebraten überhaupt von der allergrößten Wichtigkeit ist.

Wir folgen hierbei neuen Untersuchungen (Schauinsland) unter Berücksichtigung der vorangegangenen Arbeiten von Schmidt (1892), Hay (1895), Gadow und Abbott (1895), Goette (1897).

Die jüngsten Stadien sind bis jetzt leider noch nicht bekannt geworden. Bei Embryonen von 15—30 mm Länge zeigt die Chorda samt ihren Scheiden einen Bau, der im Prinzip fast völlig übereinstimmt mit dem der Knorpelganoiden. An Mächtigkeit stehen diese Elemente jedoch ganz außerordentlich hinter jenen der Störe zurück, und bei zunehmendem Alter verlieren sie, wenn sie auch nicht etwa einer völligen Reduktion verfallen, an Bedeutung noch beträchtlich, eine Erscheinung, die sich übrigens auch bei den anderen Knochenganoiden, im höchsten Grade bei Lepidosteus, beobachten läßt.

An der Chordascheide finden sich wiederum die beiden charakteristischen Teile vor, die dünne äußere elastische Scheide und die innere dicke Faserscheide. Die erstere stellt eine vielfach gefensterte (Fig. 236—238, 242) Membran dar; in späteren Stadien, wenn der Wirbelkörperknochen an Mächtigkeit stark zugenommen hat, ist sie an den Stellen, wo sie unmittelbar mit ihnen in Berührung tritt, oft nicht mehr nachzuweisen. Wenn sie hier, anstatt einfach einer Reduktion zu verfallen, wirklich mit in die Verknöcherung einbezogen wird, was übrigens immerhin noch zweifelhaft ist, so bleibt doch ihre Mitwirkung an dem Aufbau der Wirbelkörper von gänzlich untergeordneter Bedeutung.

Die Faserscheide zeigt eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit: dort, wo die unteren und oberen Bögen der Chordascheide aufsitzen,

ist sie von diesen offenbar in irgend einer Weise (wahrscheinlich durch den von jenen ausgeübten Druck) in ihrer Konstitution beeinflußt. Mit färbenden Reagentien behandelt, hebt sich an diesen Stellen eine äußere, bedeutend dunklere Partie scharf von ihrer Umgebung ab. Dieser Teil der Faserscheide bildet somit einen Cylindermantel, dessen Längsausdehnung in kaudal-kranialer Richtung durch den Umfang der

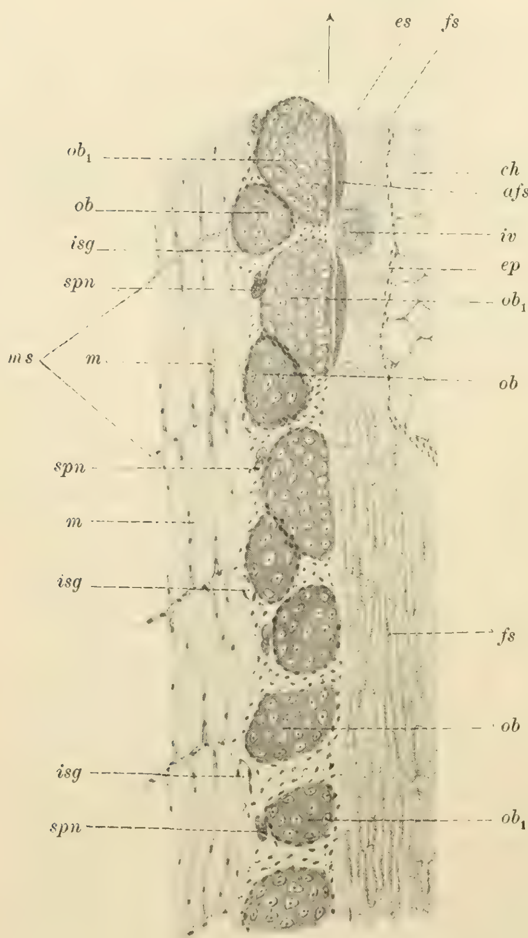


Fig. 237. Horizontaler Längsschnitt durch einen Teil der Schwanzwirbelsäule einer 3 cm langen Amia calva. Vergr. 80 mal; nur die linke Seite des Schnittes ist abgebildet. Der Pfeil zeigt kranialwärts. Der Schnitt ist unmittelbar ventral vom Rückenmark geführt worden, so daß die Chorda, bezw. die Chordascheide eben erst angeschnitten ist. An dem kranialen Ende ist der Schnitt etwas mehr ventralwärts verlaufen als an dem kaudalen. *ch* Chorda. *ep* Chordaepithel. *es* elastische Scheide. *fs* Faserscheide, an dem hinteren Schnittende eben erst flach angeschnitten und auch an dem vorderen noch recht schräg getroffen; hier jedoch zeigt sie schon die im Längsschnitt linsenförmige Differenzierung (*afs*), und zwar nur dort, wo ihr ein knorpeliger Bogen dicht anliegt. *iv* intervertebrale Partie der Faserscheide, die sich durch die Art der Fibrillen von der übrigen unterscheidet. *ms* Myosepten. *isg* Intersegmentalgefäße. *spn* Spinalnerven, die Zusammensetzung aus der vorderen, ventralen und der hinteren, dorsalen Wurzel noch zeigend. *ob* kaudale obere Bögen. ob_1 kraniale obere Bögen. Da der Schnitt vorn mehr ventralwärts geführt ist als hinten, sind die kranialen vorn mächtiger als hinten, während bei den kaudalen das Umgekehrte der Fall ist. *m* Muskelfasern.

Knorpelbögen bedingt wird, mit deren Grenzen er genau übereinstimmt und sie nicht überschreitet (Fig. 237, 242). Da sich die Ränder dieses Cylinders ausschärfen, so erscheint sein Längsdurchschnitt als Linse (Fig. 237, 242), während er auf Querschnitten (Fig. 238, 239) eine durchgehende äußere Lage der Faserscheide darstellt, die fast ebenso dick ist wie die innere unverändert gebliebene Region derselben. An den distalen Enden der Wirbel und an den intervertebralen Partieen fehlt diese Differenzierung der Faserscheide.

Bei Lepidosteus kommt nach BALFOUR und PARKER (1882)

in ganz ähnlicher Weise eine äußere differente („granulierte") Lage der Faserscheide vor; sie ist hier jedoch sowohl dicker wie bei Amia als auch entsprechend der größeren Ausdehnung der knorpeligen Bogenteile länger (Fig. 251—254).

Der Chordascheide sitzen die knorpeligen oberen und unteren Bögen unmittelbar auf, und wiederum finden wir ursprünglich in jedem Segment zwei Paar obere und zwei Paar untere, von denen das eine bedeutend dem anderen an Größe nachsteht (Fig. 235 etc.) Es liegen also — wir sehen vorläufig von den weiteren, durch Verschmelzungen und Reduktionen hervorgerufenen Komplikationen ab und betrachten nur die in einem großen Teil des Schwanzes vorkommenden primären Zustände — genau dieselben Verhältnisse vor wie bei den Knorpelganoiden.

Auch darin stimmt Amia mit den Stören überein, daß die unteren und oberen Bögen durch einen weiten Zwischenraum getrennt und nicht durch Knorpel, sondern allein durch Bindegewebe miteinander verbunden sind (Fig. 235). Nur an dem vordersten Ende der Wirbelsäule rücken sich auch hier diese beiden Bögen bis zur gegenseitigen Verschmelzung entgegen (Fig. 236, 238), so daß an dieser Stelle die Chordascheide fast völlig von einem Knorpelmantel umgeben ist. Auch an der äußersten Schwanzspitze scheint in jungen Stadien rings um die Chorda herum eine sehr dünne Knorpellage vorhanden zu sein.

Die oberen Bögen vereinigen sich oberhalb des Rückenmarkes nicht unmittelbar; es finden sich an dieser Stelle vielmehr noch zwei kleine Knorpelstückchen zwischen ihnen, welche sicher den auch bei Lepidosteus und einigen Teleostiern vorkommenden homolog sind. Man hat sie dort „Intercalaria" genannt („Suprainterdorsalia" Gadow und Abbott). Ueber ihre morphologische Bedeutung ist im übrigen bei Amia bis jetzt nichts Bestimmtes zu sagen.

Dorsal von den oberen Bögen liegen unmittelbar über dem oberen elastischen Längsbande einfache Knorpelstäbe in ganz ähnlicher Weise wie bei den Stören (Fig. 235 *s*). Bei letzteren wurden sie von Goette „Flossenträger" genannt, und so wird man sie auch hier bezeichnen müssen.

Was das Verhältnis der Bogenknorpel zu den Intersegmentalgefäßen und den Nerven anbelangt (Fig. 235, 237, 240, 242, 246—251), so verlaufen die Gefäße dicht an dem kaudalen Rande der großen oberen und unteren Bogenstücke unmittelbar hinter den Myosepten, die ebenfalls an diesen Skelettstücken entlang ziehen. Dicht hinter dem Gefäß tritt die ventrale Nervenwurzel heraus, und zwar nimmt sie ihren Weg (ebenso wie die dorsale) nicht durch ein Skelettstück, sondern durch das Bindegewebe, welches zwischen den großen oberen Bögen das Rückenmark umhüllt (häutige Wirbelsäule), da die kleinen Bögen nicht so weit dorsal emporreichen, um das Medullarrohr umschließen zu können. Die Austrittsstelle der sensiblen Wurzel liegt, getrennt von der ersteren, dorsal, gleichzeitig etwas, wenn auch nur wenig, kaudal von ihr.

Diese Wurzel schwillt zu einem Ganglion an, mit dem sich auch einige Fasern der ventralen Wurzel vereinigen (Fig. 240, 246); beide Wurzeln trennen sich darauf aber sofort wieder und laufen über das kleine obere Bogenstück hinweg erst eine Strecke weit nebeneinander her, die ventrale kranial von der dorsalen, um sich dann endgiltig mit dieser zu vereinigen, und an der vorderen Seite des nächsten

Fig. 238.

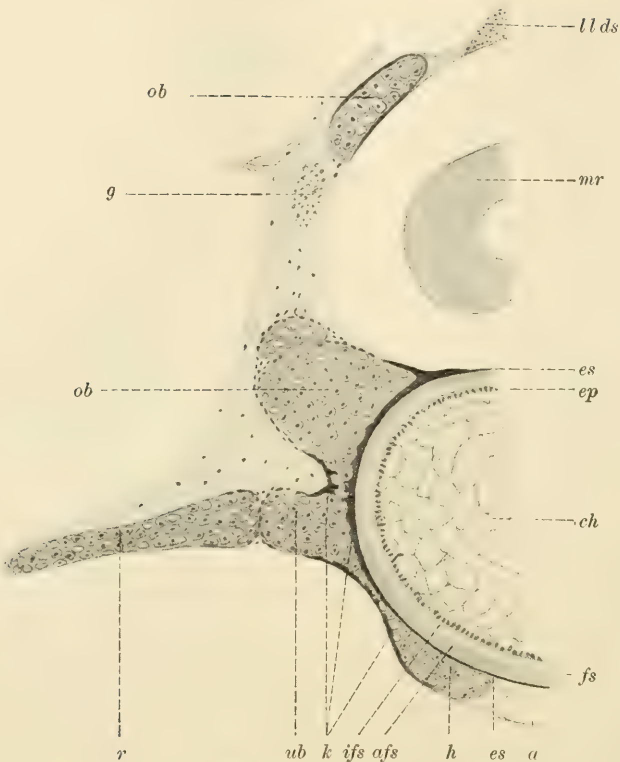


Fig. 239.

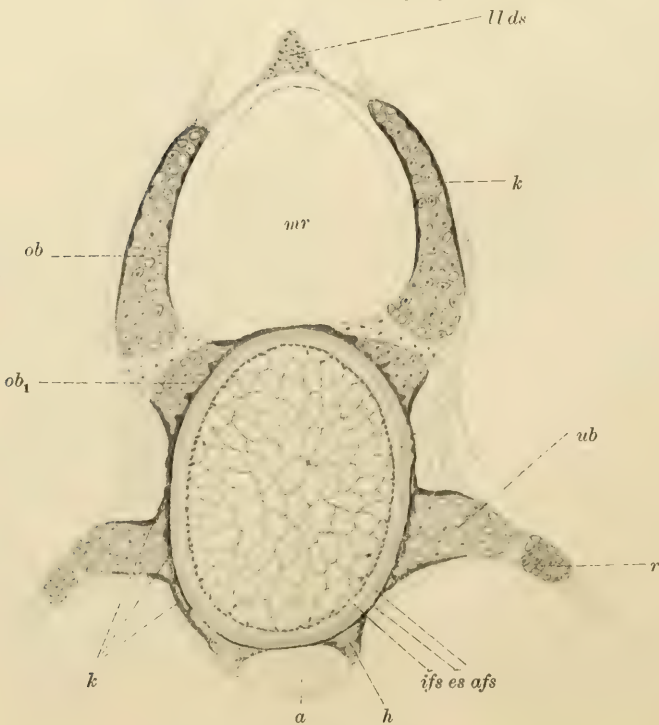


Fig. 238 und 239. Zwei Querschnitte durch die Wirbelsäule einer etwa 3 cm langen Amia calva. Fig. 238 zeigt die linke Hälfte eines Schnittes durch die vorderste Rumpfgegend, Fig. 239 einen Schnitt durch den mittleren Rumpf. Vergr. 72 mal. *ch* Chorda. *es* elastische Scheide, dort, wo sie dem Knochen unmittelbar anliegt, oft nicht mehr deutlich nachweisbar. *fs* Faserscheide. *afs* äußere differente, *ifs* innere, unverändert gebliebene Schicht der Faserscheide. *ep* Chordaepithel. *ob* kaudaler oberer Bogen. ob_1 kranialer oberer Bogen. *ub* unterer Bogen; in Fig. 238 so weit dorsalwärts gerückt, daß er mit dem oberen Bogen vereinigt ist. *h* die sich von den unteren Bögen emanzipierenden Hämalfortsätze. *r* Rippen. *llds* oberes, elastisches Längsband. *g* Spinalganglion. *a* Aorta. *mr* Medullarrohr. *k* Knochen.

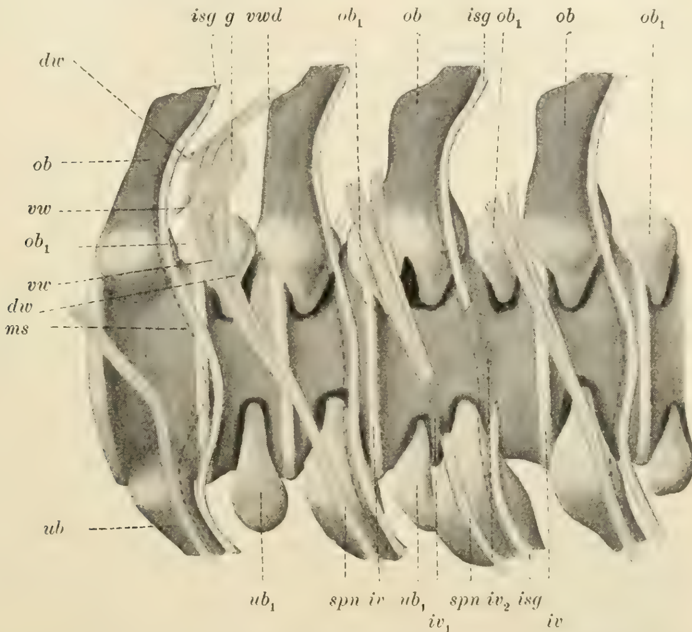


Fig. 240. Ein Teil der Schwanzwirbelsäule einer 7,5 cm langen Amia calva. Die Zeichnung ist nach einem Wachsplattenmodell in verkleinertem Maßstabe — bei 27-facher Vergr. — angefertigt worden und stellt die linke Seite der Wirbel dar. *isg* Intersegmentalgefäße. *spn* Spinalnerv. *vw* ventrale Wurzel, *dw* dorsale Wurzel des Spinalnerven. *vwd* der dorsale Ast der ventralen Wurzel. *g* Ganglion der dorsalen Wurzel. *ms* durch die punktierte Linie wird der Verlauf der Myosepten angedeutet. *ob*, *ub* kaudale obere und untere Bögen. ob_1, ub_1 kraniale obere und untere Bögen. Mit Ausnahme des ersten linken Wirbels sind an den Basen der Bögen die Knochen fortgelassen, um zu zeigen, wie die (im hellen Farbenton dargestellten) Knorpel sich dort verhalten. *iv* Intervertebralpartieen. An dem Präparat sieht man, daß in einigen Segmenten teils zwei vollständige Wirbel — ein kranialer mit kleinem Bogen und ein kaudaler mit großem Bogen — entstanden, in anderen dagegen Verschmelzungen eingetreten sind. So besteht der eine große definitive Wirbel aus einem kaudalen und zwei kranialen Wirbelstücken, entspricht also $1^1/_2$ Segmenten. Die Grenzen der miteinander verschmolzenen Teile sind noch nachweisbar, iv_1 und iv_2, bei iv_1 allerdings auf dieser Seite nur zum Teil.

unteren großen Bogens weiter zu ziehen. Die ventrale Wurzel entsendet außerdem einen dorsalen Ast, der an der vorderen Seite des nächstfolgenden großen oberen Bogenstückes sich entlang erstreckt.

Bei Amia hat sich also bereits das Verhalten der Austrittsstellen der beiden Nervenwurzeln so weit geändert, daß sie in kranial-kaudaler Richtung nur noch wenig, in ventral-dorsaler aber beträchtlich voneinander getrennt sind; das kleine obere Bogenstück kann demnach

auch nicht mehr zwischen den Wurzeln liegen. Im übrigen ist jedoch die Lage der Skelettstücke zu den Gefäßen und Nerven dieselbe geblieben wie bei den früher betrachteten Formen, und wir können daher auch hier die beiden kleineren oberen und unteren Bögen als die kranialen (ob_1 und ub_1) — die den „Intercalarien" der Knorpelganoiden entsprechen — die größeren als die kaudalen (*ob* und *ub*) bezeichnen.

Dabei muß auch erwähnt werden, daß die gleichnamigen oberen und unteren Bögen genau senkrecht übereinander liegen (Fig. 235, 246, 247 etc.), und nicht etwa in der Längsrichtung zu einander so verschoben sind, daß die ungleichnamigen, in derselben Transversalebene sich befinden, was Gadow und Abbott (1895) annehmen und danach die überaus komplizierte „Analysis" eines definitiven Schwanzwirbels konstruieren.

An den unteren Bögen des Rumpfes — es befindet sich hier, wie wir sehen werden, durch Verschmelzung nur ein Bogenpaar in jedem Segment — macht sich ein Vorgang bemerkbar, den wir in ähnlicher Weise bereits bei einigen Elasmobranchiern (Laemargus) und den Knorpelganoiden kennen lernten. Die Knorpelmasse der Bögen sondert sich nämlich in zwei Partieen (Fig. 238, 239), eine dorsale, welche die richtigen Bögen mit ihren Rippen darstellen (die übrigens kranialwärts allmählich dorsal in die Höhe steigen, so daß sie ganz vorn sich sogar mit den oberen Bögen vereinigen können, Fig. 238), und eine ventrale, die Hämalfortsätze, welche mit den zu ihnen gehörigen Bögen teils noch durch Knorpel vereinigt, teils aber auch bereits völlig losgelöst sein können.

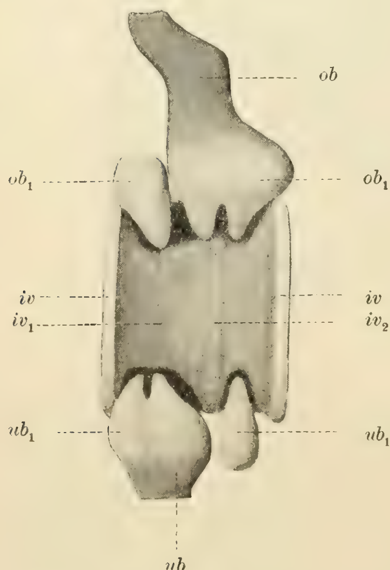


Fig. 241. Der aus drei Sklerotomhälften verschmolzene Wirbel des in der vorhergehenden Abbildung dargestellten Modells von der rechten Seite bei derselben Vergrößerung und mit derselben Bezeichnung. Die ehemaligen Grenzen der verschmolzenen Stücke (iv_1 und iv_2) sind hier noch deutlicher nachweisbar als auf der anderen Seite.

Diese Hämalfortsätze („aortal supports", Hay 1895), begrenzen von beiden Seiten die Aorta und sind, da ihre distalen Teile selbst in späten Stadien von der Verknöcherung nicht ergriffen werden, an der ventralen Seite der Wirbelsäule stets als isoliert in der Knochenmasse steckende Knorpel zu erblicken. Selbst in dem Occipitalteil des Schädels, der nach den Untersuchungen Sagemehl's (1883) aus drei in den Schädel einbezogenen Wirbeln zusammengesetzt ist, sind mindestens zwei Paar dieser Knorpelstücke nachweisbar (Schauinsland).

Die Verknöcherung beginnt ziemlich früh, wenn die jungen Fische 15—23 mm lang sind (Hay 1895), und nimmt ihren Ausgang

von einigen isoliert voneinander liegenden Punkten. An der inneren und äußeren Seite der Basis jedes oberen und unteren Bogens legt sich zunächst getrennt von den anderen je eine kleine, zellenlose Knochenscherbe dem Knorpel auf; diese Scherben vergrößern sich aber rasch, fließen miteinander zusammen und bilden dann eine

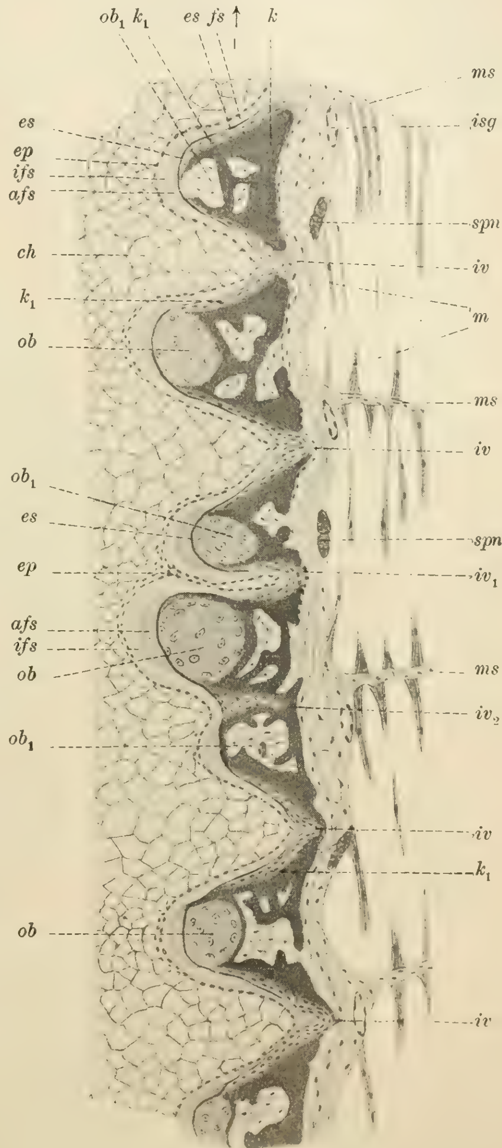


Fig. 242. Horizontaler Längsschnitt durch einen Teil der Schwanzwirbelsäule einer 7,5 cm langen Amia bei 72-facher Vergr. Nur die rechte Hälfte des Schnittes ist abgebildet. Der Pfeil an der Vorderseite zeigt kranialwärts. *ch* Chorda. *ep* Chordaepithel. *es* elastische Scheide, unterhalb des Knochens an vielen Stellen nicht mehr nachweisbar. *fs* Faserscheide. *afs* der äußere unterhalb der Knorpelbogen differenzierte Teil derselben, der einen Cylindermantel bildet, welcher auf dem Längsschnitt linsenförmig erscheint. *ifs* der innere, unverändert gebliebene Teil der Faserscheide. *ms* Myoseptum. *isg* Intersegmentalgefäße. *spn* Spinalnerv, noch die Teilung in die vordere ventrale (motorische) und hintere dorsale (sensible) Wurzel zeigend. *ob* obere (kaudale) Bögen. ob_1 obere (kraniale) Bögen. Da der Schnitt schon ziemlich tief ventral durch die Chorda geführt ist, sind die knorpeligen Basen dieser kleinen kranialen Bögen meistens nicht mehr getroffen. *k* Knochen, jetzt nicht mehr dünne Scheiben, sondern bereits eine dicke spongiöse Masse bildend. k_1 zellhaltiger Knochen durch die Verknöcherung des die Bögen miteinander verbindenden Bindegewebes der skeletogenen Schicht entstanden; er geht allmählich in die völlig bindegewebigen intervertebralen Partieen (*iv*) über. iv_1 und iv_2 die allmählich verschwindenden intervertebralen Partieen dreier miteinander verschmelzender Wirbelstücke; der daraus entstehende Wirbel ist also aus einem kaudalen und zwei kranialen Stücken (= $1^1/_2$ Sklerotomen) zusammengesetzt. Im übrigen entstehen auf diesem Präparat in jedem Segment immer je zwei Wirbel, die $^1/_2$ Sklerotom entsprechen. Die Figur zeigt auch die sehr deutlich ausgeprägte Amphicölie der Wirbel. *m* Muskelfasern.

einheitliche, die Chorda und ihre Scheide rings umgebende Knochenschicht (Fig. 238, 239). Hierdurch wird nun bei Amia im Gegensatz zu den Knorpelganoiden ein wirklicher Wirbelkörper gebildet und

zwar, da die beschriebenen Vorgänge sich nicht nur an den kaudalen, großen, sondern auch an den kranialen kleinen Bögen abspielen, in jedem Segment in *doppelter* Anzahl.

Bei seinem Wachsthum dringt der Knochen von der Peripherie der Bogenbasen aus auch zwischen diese und die Chordascheide hinein (Fig. 238, 239), und an diesen Stellen verschwindet, wie bereits erwähnt wurde, gleichzeitig damit die elastische Scheide, sei es, daß sie einer Reduktion anheimfällt, sei es, daß sie in die Verknöcherung einbezogen wird. Bis in die *mittleren* Partieen der Bogenbasen gelangt der Knochen jedoch lange Zeit nicht hinein, so daß hier der Bogenknorpel nach wie vor der elastischen Scheide *unmittelbar* aufsitzt (Fig. 243).

Von den primären äußeren Knochenscherben wachsen frühzeitig Bälkchen ziemlich rechtwinklig distalwärts aus und verbinden sich

Fig. 243. Querschnitt aus dem Schwanze einer 7,5 cm langen Amia. Vergr. 72 mal. *ch* Chorda. *f* Funiculus der Chorda in der Entstehung. *ep* Chordaepithel. *afs* äußere, *ifs* innere Schicht der Faserscheide. *es* elastische Scheide. *ob*, *ub* obere und untere Bögen. *k* Knochen, nicht nur an der inneren und äußeren Seite jedes Bogens eine dünne Platte darstellend, sondern bereits im Begriffe, die dicke spongiöse Masse des knöchernen Wirbelkörpers zu bilden. k_1 das die Bogenbasen miteinander verbindende Bindegewebe, welches durch die Ueberwachsung mit den von den Bogenbasen herstammenden Knochenplatten zu verknöchern beginnt, woraus dann der *zellhaltige* Knochen entsteht. *a* Aorta.

mit anderen, die im allgemeinen wiederum senkrecht zu ihnen stehen; dadurch wird eine allmählich immer mehr an Volumen zunehmende spongiöse Knochenmasse gebildet (Fig. 242, 243), die den Wirbelkörper zusammensetzt. Der letztere nimmt mit zunehmendem Alter immer mehr eine amphicöle Form an (Fig. 242); in seinem Doppelkegel sind dann die Reste der Chorda und ihrer Scheiden enthalten.

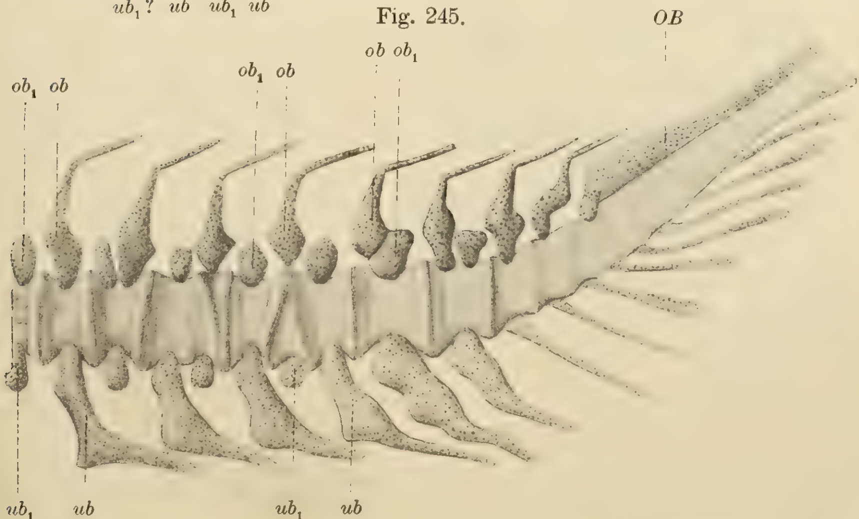
Oben wurde gesagt, daß die im Perichondrium der knorpeligen Bögen entstehenden Knochenscherben zellenlos seien; sobald sich diese aber bei ihrem weiteren Wachstum über die Knorpelbögen hinaus erstrecken, gelangen sie auf das Bindegewebe der skeletoblastischen Schicht, welches die oberen und unteren Bögen ebenso wie bei den Knorpelganoiden miteinander verbindet, und das nach den interverte-

Fig. 244.



Fig. 244 u. 245. Einige Wirbel aus dem Uebergang zwischen Rumpf und Schwanz (Fig. 244) sowie das Schwanzende einer 7,5 cm langen Amia (Fig. 245) bei 18-facher Vergr. Der Knorpel ist punktiert dargestellt und die auf den Bögen liegenden dünnen Knochenplatten durchsichtig gedacht. *ob*, *ub* große kaudale obere und untere Bögen. ob_1 und ub_1 kleine kraniale obere und untere Bögen. *OB* ein einheitliches Knorpelstück vom äußersten Schwanzende, das durch die Verschmelzung einer Reihe oberer Bögen entstanden ist. In Fig. 244 sieht man, wie der kraniale und kaudale Wirbel eines Segmentes weiter nach vorn hin miteinander verschmolzen sind unter gleichzeitig teilweise erfolgter Reduktion, so daß der kaudale obere Bogen auf den vorhergehenden kranialen hinaufrückt. An den beiden rechts gelegenen, noch unverschmolzenen Wirbeln bemerkt man das Naherücken und den Beginn der Verlötung der beiden unteren Bögen. Fig. 245 zeigt die Willkür, die im Verschmelzen der Bögen und bei der Wirbelkörperbildung am Ende der Wirbelsäule herrscht.

Fig. 245.



bralen Partieen hin an Mächtigkeit zunimmt (Fig. 242), in der Mitte des späteren definitiven Wirbelkörpers aber am wenigsten entwickelt ist (Fig. 243). Dieses Bindegewebe wird nun von den Knochen nicht einfach umwachsen, sondern auch gleichzeitig mit in die Verknöcherung einbezogen, daher erscheinen später die innersten der Chordascheide anliegenden Partieen des knöchernen Wirbelkörpers außerhalb der Knorpelbögen zellhaltig (Fig. 242, 243).

Fig. 246.

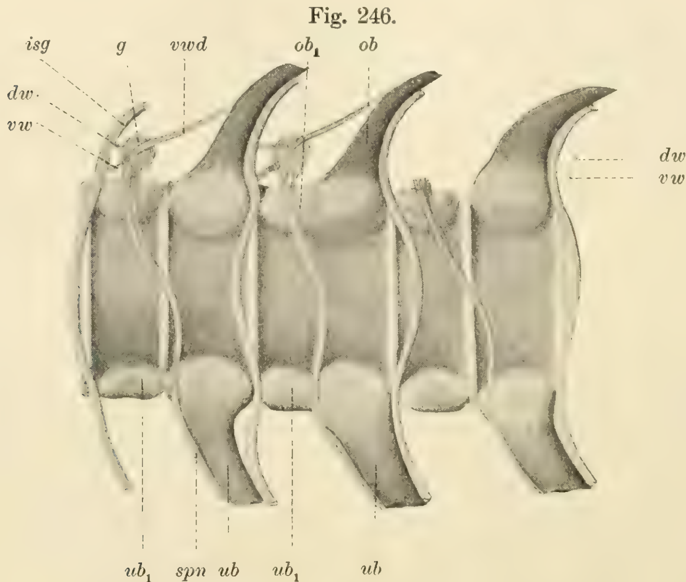


Fig. 247.

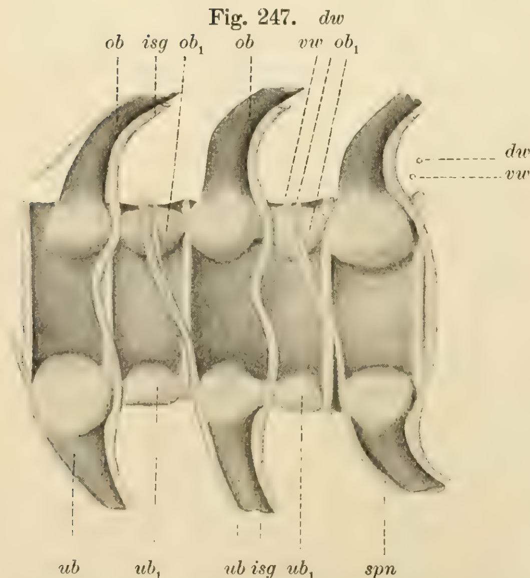


Fig. 246 und 247. Zwei Abschnitte der Schwanzwirbelsäule einer etwa 18 cm langen Amia calva bei 11-facher Vergr. *isg* Intersegmentalgefäße. *spn* Spinalnerv. *vw* ventrale, *dw* dorsale Nervenwurzel. *vwd* der dorsale Ast der ventralen Wurzel. *g* Ganglion der dorsalen Wurzel. *ob* und *ub* die großen kaudalen oberen und unteren Bögen. ob_1 und ub_1 die kleinen kranialen oberen und unteren Bögen. Auf beiden Abbildungen sieht man, wie in jedem Segment sowohl der kaudale als auch der kraniale Wirbel zur vollen Ausbildung gekommen ist. In Fig. 246 bemerkt man außerdem die oft eintretende Verschmelzung des kranialen und kaudalen Wirbels zu einem Wirbel, der also den beiden Sklerotomhälften desselben Segmentes entspricht; Fig. 247 zeigt dagegen die selten vorkommende Verschmelzung eines kaudalen und eines kranialen zu verschiedenen Segmenten gehörenden Wirbels, der demnach zwei Sklerotomhälften zweier benachbarter Ursegmente entspricht. Das Blutgefäß geht hier über die Mitte dieses Wirbels hinüber.

Wir haben bis jetzt nur den einfachsten Fall der Wirbel- bezw. Wirbelkörperbildung bei Amia besprochen, in welchem durch die knorpeligen Bögen (mitsamt dem zwischen ihnen liegenden Bindegewebe der skeletoblastischen Schicht) und die von diesem ihren Ausgang nehmenden Knochenplatten zwei vollständige Wirbel in jedem Segment gebildet werden, ein kaudaler mit wohlentwickelten oberen und unteren Bögen und ein kranialer mit nur kleinen Bogenstücken (Fig. 240, 244, 246, 247, 250).

Fig. 248.

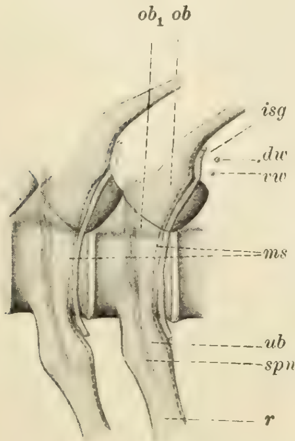


Fig. 249.

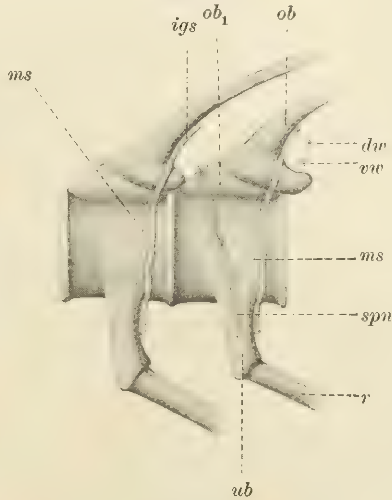


Fig. 250.

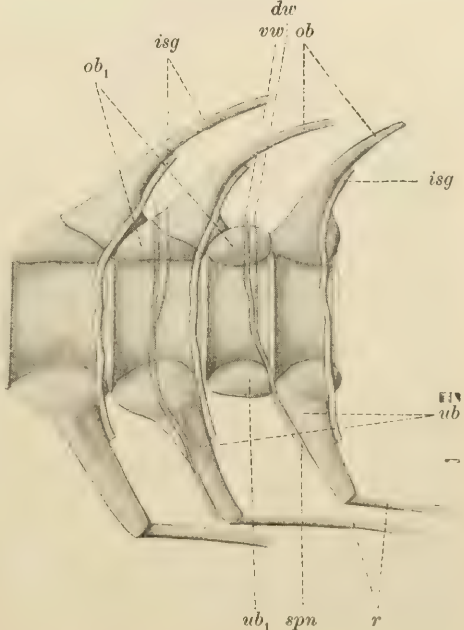


Fig. 248—250. Einige Wirbel aus der vordersten (Fig. 248), mittleren (Fig. 249) und hinteren Rumpfpartie (Fig. 250) einer etwa 18 cm langen Amia calva bei 8-facher Vergr. *isg* Intersegmentalgefäße. *spn* Spinalnerven. *dw* dorsale, *vw* ventrale Wurzel derselben. *ms* punktierte Linie zur Bezeichnung des Verlaufs der Myosepten. *ob* und *ub* die großen kaudalen oberen und unteren Bögen. ob_1 und ub_1 die kleinen kranialen oberen und unteren Bögen. *r* die von den unteren Bögen abgegliederten Rippen. In Fig. 250 sieht man, wie die vorher in jedem Segment doppelt vorkommenden Wirbel sich miteinander weiter nach vorn hin vereinigen, und wie dabei der kaudale Bogen auf den vor ihm gelegenen kranialen hinaufrückt. Ganz vorn (Fig. 248) nimmt ersterer eine völlig intervertebrale Lage ein.

In dieser Weise erhalten sich bei Amia viele Schwanzwirbel dauernd, abgesehen davon, daß im höheren Alter am kranialen Wirbel sowohl die oberen als auch die unteren Bögen durch den mächtig wucherden Knochen so überwachsen werden, daß er als völlig bogenlos erscheint. Bei Amia ist thatsächlich eine primäre Diplospondylie, welche bei den Petromyzonten, Holocephalen, Knorpelganoiden u. s. w. sich nur durch die doppelten Bogenpaare in jedem Segment dokumentierte, auch in Rücksicht auf den Wirbelkörper vorhanden. Daß sich dieser nicht mit einer sekundären Diplo- bez. Polyspondylie vergleichen läßt — wie es bis dahin oft geschehen ist — welche bei vielen Elasmobranchiern durch das nachträgliche Verschmelzen und Ausfallen benachbarter Myomeren etc. zu stande kommt, liegt auf der Hand; es wurde hierauf bereits früher bei Besprechung der Holocephalen und Squaliden hingewiesen.

Der kraniale und kaudale Wirbel bleiben aber oft auf die Dauer nicht isoliert voneinander, sondern verschmelzen. Hierbei können verschiedene Wege eingeschlagen werden. Wenn wir zunächst den Schwanzabschnitt der Wirbelsäule ins Auge fassen, so finden wir, daß dort am häufigsten kranialer und kaudaler Wirbel ein und desselben Segmentes miteinander verlöten, so daß also die Enden der daraus resultierenden Wirbel (Fig. 246) mit den Grenzen eines ursprünglichen Ursegmentes bez. Sklerotoms übereinstimmen.

Seltener kommt der Fall vor, daß der kraniale Wirbel des einen Segmentes mit dem kaudalen des vorhergehenden sich vereinigt (Fig. 247); der bleibende Wirbel setzt sich demnach aus je einer Sklerotomhälfte zweier verschiedener Ursegmente zusammen, es hat eine „Neugliederung" der Wirbelsäule stattgefunden, wie sie wahrscheinlich meistens auch bei der Wirbelbildung der höheren Vertebraten, im besonderen der Amnioten eintritt.

Endlich kann ein definitiver Wirbel sich auch aus mehr als zwei, nämlich aus drei Komponenten zusammenfügen, aus einem kaudalen Wirbelstück und aus dem vorhergehenden, sowie dem folgenden kranialen (Fig. 240—242); er entspricht demnach ein und einem halben Ursegment, bezw. Sklerotom.

Im vordersten Schwanzabschnitt und im Rumpf liegen die Verhältnisse anders. Dort vollzieht sich zwar auch eine Vereinigung der beiden ursprünglichen Wirbelstücke, und zwar der zu einem und demselben Segment gehörigen, es findet dabei aber gleichzeitig eine teilweise Reduktion des einen der beiden, nämlich des kaudalen, statt (Fig. 244, 248, 250). Der kaudale obere Bogen wird infolgedessen gezwungen, auf das vor ihm gelegene kleine kraniale Bogenstück — desselben Sklerotoms — (wie im vordersten Abschnitt der Wirbelsäule von Callorhynchus) mehr oder weniger hoch hinaufzurücken (Fig. 244, 248—250), während er in der vordersten Rumpfpartie eine fast genau intervertebrale Lage einnimmt (Fig. 236, 248), er wird somit von der Beteiligung an der Wirbelkörperbildung ausgeschlossen, wenigstens soweit dabei die von ihm ausgehenden Knochenbildungen in Betracht kommen. Die Knochenplatten nämlich, welche auf ihm zur Anlage kommen, wachsen nicht ventralwärts weiter und bleiben auch von denen des kranialen Bogens gesondert (Hay). Demzufolge wird der knöcherne Wirbelkörper hier auch nur aus dem Zusammenfließen der von den kranialen Bogenstücken (Intercalaria) und den unteren — offenbar aus zwei verschmolzenen — Bogen herstammenden Knochenplatten gebildet. Trotz alledem sind

Schmidt (1892) und Goette (1897) mit ihrer Annahme, daß auch die einfachen Wirbel im Rumpfe von Amia aus der Verschmelzung zweier ursprünglich vollständig entwickelter Wirbelscheiben entstanden seien, Hay (1892) gegenüber, welcher der Ansicht ist, daß ihnen ein „rhachitomes" Stadium vorangegangen sei, offenbar im Recht. Allerdings kommt es bei der recenten Amia an dieser Stelle nicht mehr zur Ausbildung zweier ganzer Wirbel, sondern es findet die teilweise Reduktion und Verschmelzung derselben bereits in frühen embryonalen Stadien statt.

Nicht selten beobachtet man, daß zwei auf diese Weise entstandene Rumpfwirbel sich sekundär nochmals miteinander verbinden zu einem einzigen langen Wirbel, der demnach zwei ganzen, bez. vier halben Sklerotomen gleichwertig ist und vier Paar obere Bögen — zwei kleine kraniale und zwei große kaudale — besitzt. [Ganz ähnliche nachträgliche Wirbelverschmelzungen liegen auch offenbar bei Polypterus vor; eine Abbildung Gegenbaur's (1867) läßt neben normalen Wirbeln dieses Tieres auch solche erkennen, die bedeutend länger sind als die übrigen und statt eines zwei, selbst drei Paar obere und untere Bögen tragen.]

Betrachtet man endlich noch die Verhältnisse am Schwanzende, — statt einer ausführlichen Beschreibung sei hier nur auf die beigefügte Abbildung (Fig. 245) verwiesen — so wird man finden, daß dort bei der Wirbelbildung geradezu Willkür herrscht, da fast alle überhaupt nur denkbaren Fälle von Verschmelzungen und Reduktionen sowohl bei den Bögen als auch bei den Wirbelkörpern zur Anwendung kommen.

So zeigt uns Amia in vortrefflicher Weise, wie mannigfaltig die Wege sein können, die schließlich zur Entstehung eines definitiven einheitlichen Wirbels führen; alle laufen aber mehr oder weniger auf die verschiedenartige Kombination von je zwei aus den beiden Sklerotomhälften eines Segmentes hervorgegangenen Wirbelkomponenten hinaus.

Auf die Besprechung der fossilen Amiaden einzugehen, ist hier nicht der Platz, es sei in Bezug darauf unter anderem auf die bei Schmidt (1892), Hay (1895) und Goette (1897) enthaltenen Diskussionen der bis dahin ausgesprochenen Ansichten verwiesen. Es ist nunmehr Sache der Paläontologen, an der Hand der ihnen von der Ontogenie gegebenen Fingerzeige das vorhandene Material nochmals zu prüfen. Einleuchtend ist es aber jedenfalls, daß die Entstehung zweier Wirbel, eines kranialen [= Centrum (Schmidt u. a.), Pleurocentrum (Hay), Praecentrum (Gadow)] und eines kaudalen [= Intercentrum (Schmidt u. a.), Hypocentrum (Hay), Postcentrum (Gadow)] innerhalb eines Segmentes im Schwanze von Amia, sofort die doppelten Wirbelscheiben der fossilen embolomeren Ganoidenformen erklärt. Die aus mehreren Knochenstücken sich zusammensetzenden rhachitomen Wirbel werden sich aber sicher aus der mannigfaltigen Verschmelzung und damit gleichzeitig in der verschiedenartigsten Weise stattgefundenen Rückbildung der ursprünglichen, aus den beiden Sklerotomhälften hervorgehenden Stücken erklären lassen; liefert doch auch hierfür die Ontogenese von Amia Hinweise genug.

Von der Wirbelsäulenentwickelung der übrigen Knochenganoiden kennt man nur noch die von **Lepidosteus** einigermaßen genügend und zwar namentlich durch die Untersuchungen von Gegenbaur (1867), sowie von Balfour und Parker (1882); auch Gadow und Abbott

(1895) machen über diesen Gegenstand Mitteilungen, während Hasse (1897) und Klaatsch (1895) namentlich Notizen über die Chordascheide bringen.

Auch bei Lepidosteus kann man an der Chordascheide eine dünne äußere elastische und eine dicke innere Faserschicht unterscheiden. Bereits bei Amia wurde erwähnt, daß an letzterer innerhalb der vertebralen Abschnitte der Wirbelsäule eine Differenzierung in eine granulierte äußere und eine konzentrisch gestreifte innere Zone — die an den intervertebralen Partieen allein vorhanden ist — sich bemerkbar macht (Fig. 251—254).

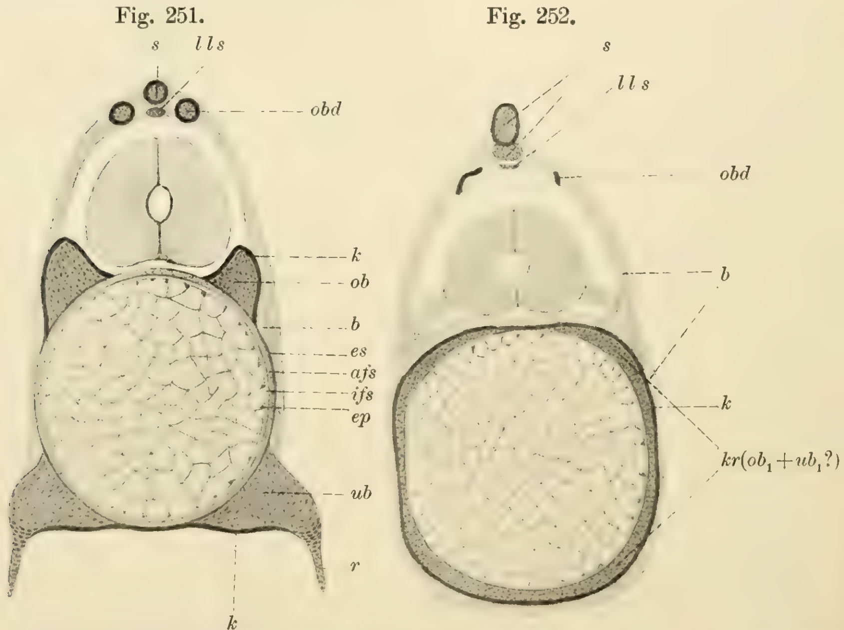


Fig. 251 und 252. Zwei Querschnitte durch die Wirbelsäule einer 5,5 cm langen Larve von Lepidosteus nach Balfour und Parker. *ep* Chordaepithel. *afs* und *ifs* äußere und innere Lage der Faserseheide. *es* elastische Scheide. *k* Knochen (in ganz dunklem Farbenton angegeben). *b* Bindegewebe. *ob* obere, *ub* untere Bögen. *r* die von letzteren abgegliederten Rippen. *kr* ($ob_1 + ub_1$?) der in den intervertebralen Partieen vorhandene, die Chorda völlig umschließende Knorpelring, der aber nicht gleichmäßig rund, sondern zwei obere und zwei untere Erhöhungen aufweist (und wahrscheinlich den oberen und unteren kranialen Bögen entspricht, Schauinsland). *obd* die oberen, von den basalen Teilen der Bögen getrennten, knorpeligen Bogenstücke. *s* Flossenträger (Dornfortsatz). *lls* Ligamentum longitudinale superius.

Eine Einwanderung von Zellen in die Faserscheide hinein findet ebensowenig wie bei Amia oder den Stören statt. Sehr wahrscheinlich ist das auch bei allen übrigen Knochenganoiden, selbst bei Polypterus, bei dem es noch zweifelhaft sein könnte (siehe Hasse und Klaatsch), der Fall.

Schon von vornherein ist bei Lepidosteus die Chordascheide Amia namentlich aber den Crossopterygiern gegenüber schwächer entwickelt; im späteren Alter wird sie aber samt der Chorda fast vollständig rückgebildet (Gegenbaur).

An der Außenseite der Chordascheide sammeln sich die aus den Sklerotomen stammenden perichordalen Zellen, ähnlich wie es bei Callorhynchus beschrieben wurde, vornehmlich in je zwei dorsalen und ventralen Längsreihen an (Balfour und Parker). Die beiden dorsalen wachsen nach oben hin aus und vereinigen sich oberhalb des Rückenmarkrohres, dieses vollständig einschließend (Stadium der häutigen Wirbelsäule). Gleichzeitig verbreitern sich an den Stellen der Intermuskularsepten die basalen Partieen jener Längsleisten; dort wird ihr Gewebe auch sehr bald knorpelig, und damit ist dann die erste Anlage der oberen und unteren Bögen vollendet. Gemäß ihrer Lage zu den Myosepten wird man sie, entsprechend unserer bis dahin angewendeten Terminologie, als kaudale Bogenstücke bezeichnen müssen (Schauinsland). Jene knorpeligen oberen Bögen stoßen mit den unteren, abgesehen vielleicht von den letzten Schwanz- und vorderen Rumpfpartieen, nicht zusammen, sondern sind nur durch Bindegewebe miteinander vereinigt. Die Chordascheide ist an diesen Stellen somit nicht von einem vollständigen Knorpelring umgeben (Fig. 251).

Letzteres ist aber im darauf folgenden Stadium an den intervertebralen Partieen der Fall. Dort findet sich nämlich eine zusammenhängende Knorpellage, die von den Bögen des einen Wirbels sich bis zu denen des nächstfolgenden bez. des vorhergehenden erstreckt (Fig. 253, 254).

Wenngleich sie in einheitlicher Schicht die Chorda umschließt, so lassen sich doch an ihr sowohl dorsal als auch ventral je zwei mäßige Verdickungen erkennen, die durch Einschnürungen des Knorpels voneinander getrennt sind und jedenfalls mit oberen und unteren Bögen verglichen werden können (Fig. 252).

Woher diese intervertebrale Knorpelmasse stammt, läßt sich mit völliger Sicherheit nicht angeben, da das Stadium, in welchem ihre frühesten Anfänge sich zeigen, bis jetzt noch nicht zur Beobachtung gelangte. Man kennt sie erst nach ihrer völligen Ausbildung, und dann findet man sie in der Verbindung mit den oberen und unteren Wirbelbögen. Gegenbaur, sowie Balfour und Parker nehmen an, daß sie von diesen auch abstammt. Immerhin ist es aber möglich, daß sie eine selbständige Entstehung innerhalb des kaudalwärts von jedem Bogen befindlichen Bindegewebes hat. Später, wenn der Knochenbelag der Knorpelmasse stärker geworden ist, sind die knorpeligen Bögen und die knorpeligen intervertebralen Partieen jedenfalls völlig voneinander getrennt (Gadow und Abbott).

Wie dem aber auch sein mag, sicher werden die letzteren aber den kleineren „kranialen“ Bogenstücken (= den Interdorsalien und Interventralien Gadow's), die wir bis dahin immer und zuletzt bei Amia in so vorzüglicher Ausbildung angetroffen haben, als homolog betrachtet werden können.

Auch die Lage der Blutgefäße und Nerven stimmt mit dieser Annahme überein. Bei ausgewachsenen Exemplaren zieht an den Schwanzwirbeln (Schauinsland) das Segmentalgefäß unmittelbar kaudal von den Wirbelbögen etwa an der Grenze zwischen dem zweiten und dritten Drittel des Wirbelkörpers über diesen herüber. Dicht dahinter tritt die ventrale Nervenwurzel zu Tage und dorsal, sowie auch merklich kaudal von dieser die sensible. Beide verlaufen erst noch eine Strecke, durch einen ziemlich weiten Zwischenraum getrennt,

nebeneinander her, bis sie sich zu dem Spinalnerven vereinigen. Die Nerven zeigen hierin noch ein etwas primitiveres Verhalten wie bei Amia und erinnern mehr an die Knorpelganoiden. Abgesehen davon, deuten Blutgefäße und Nerven darauf hin, daß die kaudalwärts von den Bögen gelegene Knorpelmasse dem kranialen Wirbelstück Amias gleichzusetzen ist.

Es ist also sehr wahrscheinlich, daß bei Lepidosteus sich die kaudale Sklerotomhälfte eines Segmentes mit der kranialen des darauf folgenden zu einem bleibenden Wirbel vereinigt hat, so daß dieser sich also aus Elementen zusammensetzt, die von zwei verschiedenen Ursegmenten abstammen.

Das kraniale Stück ist aber wohl nicht in seiner ganzen Ausdehnung mit dem vorhergehenden kaudalen verbunden. Es dient nämlich vorzüglich zur Entwickelung einer wohlausgebildeten Gelenkverbindung, wie wir sie in dieser Form bei den Fischen bis

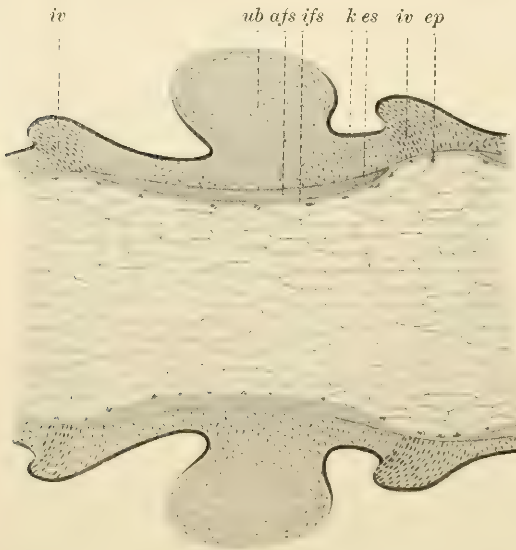


Fig. 253. Horizontaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule einer 5,5 cm langen Larve von Lepidosteus in der Höhe der unteren Bögen (*ub*), nach Balfour u. Parker; er zeigt die intervertebralen Knorpelringe im Zusammenhang mit den Bögen, die vertebrale Einschnürung der Chorda u. s. w. Das rechte Ende der Figur ist das kraniale. *iv* der Beginn der Gelenkausbildung in den intervertebralen Partieen des Wirbels. Dadurch wird der Wirbel später (Fig. 254) an seinem kranialen Ende durch eine konvexe, an seinem kaudalen durch eine konkave Ebene begrenzt, er wird dann opisthocöl, während er jetzt wegen der intervertebralen Erweiterung der Chorda noch amphicöl ist. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 251 und 252.

jetzt noch nicht antrafen, zwischen den einzelnen Wirbelkörpern. Zu diesem Ende entsteht in seinem Knorpel eine Trennungslinie (Fig. 253, 254 *iv*), und zwar in der Weise, daß diese auf Längsschnitten an dem vorderen Ende des Wirbels konvex, an dem hinteren konkav gekrümmt erscheint. Es ist somit klar, daß, sobald die Trennung sich völlig ausgebildet hat, vorne eine gewölbte (Gelenkkopf), hinten eine ausgehöhlte Fläche (Gelenkpfanne) entstanden, daß der Wirbel „opisthocöl“ ist. Dabei ist es nun nicht unwahrscheinlich, daß ein Teil des intervertebralen Knorpelringes, den wir wegen seiner Lage zu den segmentalen Gefäßen und Nerven als kranial bezeichneten, auch mit zur Bildung der vorderen Gelenkfläche des je folgenden Wirbels verwendet wird.

Andererseits ist es allerdings aber auch nicht völlig ausgeschlossen, daß diese nur dem kaudalen Sklerotomabschnitt, auf dem die Bögen sitzen, angehört, in welchem Fall das Gelenk dann also gerade das kraniale und kaudale Sklerotomstück trennen, mit anderen Worten

durch die Mitte eines ursprünglichen Ursegmentes gehen würde. Welche von diesen Möglichkeiten die richtige ist, wird sich nur durch erneute Untersuchungen entscheiden lassen.

Als besonders bemerkenswert ist übrigens nachträglich noch zu erwähnen, daß die Chorda, welche anfangs einen völlig gleichmäßigen Durchmesser aufweist, in späteren, wenn immer noch recht frühen Stadien durch die Bögen in der Mitte jedes Wirbels nicht unbeträchtlich eingeschnürt wird (Balfour und Parker; s. Fig. 253). Jeder Wirbel ist also dann noch amphicöl; es ist das ein Stadium, in welchem ein Wirbel von Lepidosteus einen solchen der Teleostier

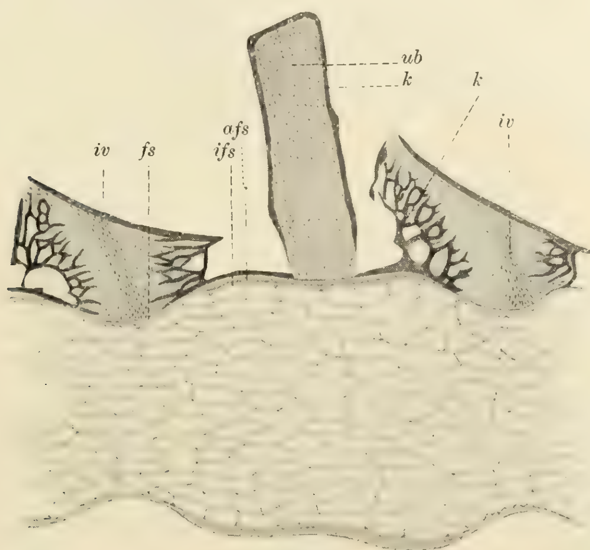


Fig. 254. Horinzontaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule einer Lepidosteus-Larve von 11 cm Länge nach Balfour und Parker. Nur die linke Hälfte des Schnittes ist abgebildet (das rechte Ende der Figur ist das kraniale); er ist in der Höhe der unteren Bögen (*ub*) geführt worden und zeigt die intervertebrale Einschnürung der Chorda, die Verknöcherung des Knorpels u. s. w. Die Bezeichnungen wie in Fig. 251—253.

äußerst ähnlich erscheint, namentlich zu der Zeit, bevor die intervertebralen Knorpelringe erschienen sind. Sobald letztere an Mächtigkeit zunehmen, wird durch sie die Chorda im Gegensatz zu früher stärker zusammengepreßt als durch die Bögen (Fig. 254); dieses ist gleichzeitig auch die Stelle, an der sie später zuerst völlig rückgebildet wird. — Jedenfalls ist es interessant, daß dem opisthocölen Lepidosteuswirbel ein Stadium vorausgeht, in dem er noch amphicöl ist.

Die Verknöcherung ergreift den Wirbel in hohem Grade, so daß der Knorpel in ihm fast völlig zum Schwinden gebracht wird. Sie beginnt mit dünnen Knochenscherben im Perichondrium der Bögen (Fig. 251). Anfangs stehen diese Platten der oberen und unteren Bögen in keiner Verbindung miteinander, bald aber vereinigen sie sich, indem die Knochen über die Grenzen der Knorpel hinauswuchern und so den von diesen noch freien Teil der Chordascheide überwachsen, wodurch dann der knöcherne Wirbelkörper entsteht. Dabei hört, wie oben bereits bemerkt, die bis dahin bestandene Verbindung des „inter-

vertebralen“ Knorpels mit dem Bogenknorpel auf, und die zwischen ihnen liegende Partie des Wirbelkörpers wird dann nur von Knochen gebildet.

Derjenige Teil des „intervertebralen“ Knorpels (kranialer Sklerotomabschnitt), welcher das kaudale Ende des Wirbelkörpers bilden wird, ist mit einer vollständigen Knochenhülse umgeben (Fig. 252, 254); auch im Innern wird dieser Knorpelring durch das Eindringen der Ossifikation von der Peripherie her (Fig. 254) allmählich in Knochen übergeführt.

Endlich ist noch anzuführen, daß in der dorsalen Verlängerung der oberen Bögen sich isolierte Knorpelstücke finden („Fortsatz der Bögen“, GEGENBAUR; „Supradorsalia“, GADOW und ABBOTT); sie besitzen eine sehr schräge Lage und reichen mit ihrem oberen Ende seitlich bis zu dem oberen elastischen Längsband herauf (Fig. 251 *obd*). Mit den basalen Teilen der oberen Bögen sind sie anfangs nur durch Bindegewebe verbunden; jedoch, sobald sich der auch auf ihrer Oberfläche entstehende Knochen, sowie der Knochen auf den unteren Bogenteilen mehr ausbreitet, wird auch diese Verbindung knöchern. Der obere Bogen, welcher sich also aus zwei gesonderten Knorpelstücken und einem knöchernen Verbindungsstück zusammensetzt, erscheint dann als ein einheitliches Ganzes. Etwas Aehnliches kommt auch bei den Teleostiern (GOETTE) und bei Protopterus vor. Es ist interessant, daß bei letzterem jedoch (nach GADOW) die distalen oberen Bogenstücke nicht gänzlich isoliert, sondern durch eine, wenn auch recht dünne Knorpelrute mit den basalen Teilen verknüpft sind.

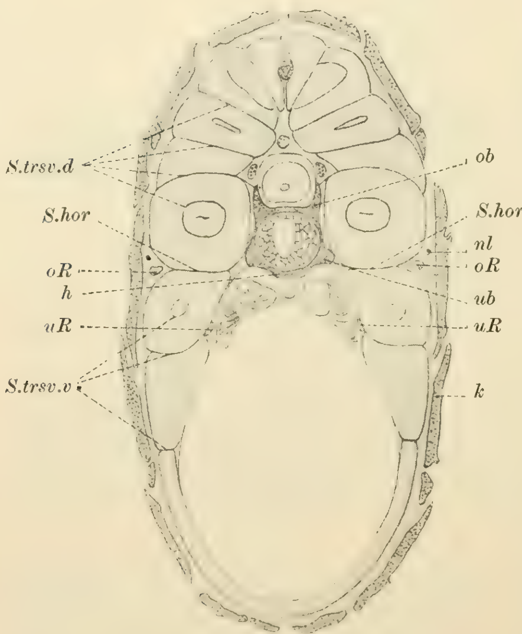


Fig. 255. Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte von Calamoichthys calabaricus nach GÖPPERT. Vergr. $14\frac{1}{2}$ mal. *oR* obere Rippen. *uR* untere Rippen (Pleuralbögen). *S.trsv.d* und *S.trsv.v* dorsale und ventrale Transversalsepten. *S.hor* Septum horizontale. *ob* obere Bögen. *ub* untere Bögen. *h* Hämalfortsätze der letzteren. *nl* Nerv. lateralis. *k* Hautknochen.

Außerdem finden sich noch zwei Knorpelstücke an dem Dache des Medullarkanals unmittelbar ventral vom oberen elastischen Längsband und kaudal von den eben erwähnten isoliert angelegten dorsalen Enden der oberen Bögen. Sie sind später durch eine sich lateral an sie anlegende Knochenscherbe mit den dorsalen Enden der oberen Bögen des nächstfolgenden Wirbels verbunden. GEGENBAUR nennt sie „Schlußstücke“, BALFOUR und PARKER „eingeschaltete Knorpelelemente der Neuralbögen“ und GADOW „Supra-interdorsalia“. Aehn-

liche Knorpel trafen wir bereits bei Amia an und werden sie bei den Teleostiern wiederfinden. Hier bei Lepidosteus ist es mehr als wahrscheinlich, daß sie trotz der nachträglichen, teilweisen Einbeziehung ihrer kaudalen Enden in den Knochen des folgenden oberen Bogens zu dem intervertebralen Knorpel, der von uns als kraniales Sklerotomstück bezw. dem kranialen Amiawirbel gleichwertig aufgefaßt wurde, gehören und zu diesem im gleichen Verhältnis stehen wie die vorher beschriebenen getrennten dorsalen Stücke der oberen Bögen zu diesen selbst. Balfour's Angabe, daß sie sich aus dem Ligamentum longitudinale superius entwickeln, ist übrigens sicher unrichtig.

Sehr lange und schräg nach hinten gerichtete Flossenträger (Dornfortsätze) sind ebenso wie bei Amia vorhanden (Fig. 251 *s*). Sie liegen mit ihrem ventralen Ende dem oberen Längsband dicht auf.

Rippen und untere Schwanzbögen der Knochenganoiden. Nach Balfour und Parker kann es kaum zweifelhaft sein, daß bei Lepidosteus die Rippen ursprünglich im knorpeligen Zusammenhang mit den unteren Bögen stehen und erst später sich von ihnen abgliedern; es würden also dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei den Elasmobranchiern. Der distale Teil eines später endgültig getrennten unteren Bogens ist demnach also die Rippe. Der proximale Abschnitt, der sog. Basalstumpf (Parapophyse) ist bei Lepidosteus ziemlich lang und fast noch mehr bei Amia. Nach dem Verhältnis zu der Muskulatur und den Septen sind die Rippen gemäß der bei den Selachiern gegebenen Definition als untere zu bezeichnen. Verfolgt man nun diese Rumpfrippen weiter kaudalwärts, so sieht man, wie sich im Schwanze die der einen Seite mit denen der anderen zu einem vollständigen Bogen vereinigen und so den Kaudalkanal bilden; dieser wird also von gegliederten unteren Bögen resp. Rippen gebildet. Die Kaudalbögen sind demnach, wie schon J. Müller betonte, den Rippen des Rumpfes gleichwertig, oder wie man es auch umgekehrt ausdrücken kann, die Rippen am Rumpfe sind auseinandergewichene untere Bögen der kaudalen Region.

Bei Amia sind diese Verhältnisse die gleichen und, was die unteren Rippen anbelangt, auch bei den Crossopterygiern. Alles dieses zeigt uns also wiederum, daß es unmöglich ist, zwischen unteren Bögen und Rippen einen durchgreifenden Unterschied zu machen.

Schon seit längerer Zeit ist es bekannt (Goette, Hatschek, Rabl, Baur), daß bei den heute noch lebenden Crossopterygiern — Polypterus und Calamoichthys — zwei Rippen an jedem Wirbel vorkommen, die gemeinsam im transversalen Myoseptum liegen, von denen die eine aber als obere, die andere als untere aufzufassen ist. Göppert (1895) konnte von beiden (bei Calamoichthys) nachweisen, daß in ihnen Knorpel vorkommt, daß sie also zu dem primären Skelett gehören und nicht etwa zu den „Muskelgräten", d. h. Sehnenverknöcherungen zu zählen sind.

Bei Polypterus sind die oberen Rippen in der vorderen Rumpfhälfte stark entwickelt, während die unteren dort nur kurze Stümpfe vorstellen. Weiter nach hinten ist dieses Verhältnis umgekehrt, und im Schwanze schwinden die oberen ganz, während die unteren zur Bildung der kaudalen Bögen sich zusammenschließen.

Bei Calamoichthys fehlen die unteren Rippen im vorderen Rumpfteil völlig. Göppert zeigte, daß das mit einer ge-

ringeren Bedeutung der ventralen Muskulatur zusammenhängt. Dort, wo letztere stärker entwickelt ist — vom hinteren Rumpfabschnitt an — kommen neben den bereits vorne vorhandenen oberen Rippen auch untere vor, die am Schwanz wiederum die Kaudalbögen bilden.

Was ihre genauere Lage anbelangt, so liegen die oberen Rippen bei Polypterus dicht kranial von den intersegmentalen Gefäßen (Schauinsland); sie gehören demnach wahrscheinlich dem Wirbelteil an, welcher zu dem kaudalen Sklerotomabschnitt zu zählen ist. Die unteren befinden sich ventral von ersteren, und ihr proximales Ende erstreckt sich noch bedeutend kranialwärts von der oberen Rippe nach vorne; ja die sie befestigenden Bänder ziehen sogar bis zur intervertebralen Gegend und bisweilen über diese hinaus bis an den kaudalen Teil des vorhergehenden Wirbels. Demnach könnte man vielleicht vermuten, daß diese Rippe ursprünglich auch zum Ende des vorhergehenden Wirbels gehörte und folglich von dem kranialen Sklerotomabschnitt abstammte.

Bei Calamoichthys entspringen die unteren Rippen an dem hinteren Rumpfabschnitt ebenfalls etwas vor den oberen; je weiter nach dem Schwanz, desto mehr rücken sie aber nach der Wirbelmitte und fügen sich dort kurzen, Knorpel enthaltenden Knochenvorsprüngen an, welche rechts und links von der Aorta liegen. Dorsal von ihnen befinden sich an langen Querfortsätzen, welche den Basalstümpfen der unteren Bögen homolog sind, die oberen Rippen.

Wir sahen, daß bei Laemargus, bei den Stören, bei Amia etc. der ursprünglich einheitliche untere Bogen sich zu teilen vermag in einen dorsalen, die Rippen tragenden Abschnitt, der sogar bis zu den oberen Bögen emporrücken kann, und in einen kleineren, die Aorta einschließenden Teil, die „Hämalfortsätze". Bei Calamoichthys (Schauinsland) sind die Querfortsätze, an denen die oberen Rippen angeheftet sind, offenbar den ersteren, die Knochenhöcker aber, welche den unteren Rippen als Ansatzstellen dienen, den Hämalfortsätzen gleichwertig. Demnach hätte also hier jeder der beiden voneinander getrennten Basalteile der unteren Bögen eine Rippe entwickelt, während es sonst in der Regel allein bei dem größeren dorsalen Stück der Fall ist. Nur mit Hilfe der noch ausstehenden Kenntnis der Ontogenese der Crossopterygier wird man im stande sein, nachzuweisen, welche von den beiden bei Lepidosteus und Calamoichthys skizzierten Möglichkeiten die richtige ist, ob also die doppelten Rippen sich aus zwei verschiedenen Sklerotomhälften ableiten lassen, oder ob sie — was das Wahrscheinlichere ist — eine Folge sind der dorsalventral auseinandergewichenen unteren Bögen.

Teleostier.

Hauptsächlichste Litteratur: v. Bär 1828; J. Müller 1834; Stannius 1849; Aug. Müller 1853; O. Kölliker 1860; Gegenbaur 1862; C. Bruch 1862; Lotz 1864; W. Müller 1871; Cartier 1875; v. Mihalkovics 1875; Goette 1878, 1879; Grassi 1883; Scheel 1893; Göppert — Rippen — 1895; v. Ebner 1896; Ussow 1900; Albrecht 1902.

Die bereits bei den Knochenganoiden — welche man, wenn wohl auch kaum in den heute noch lebenden Formen, als die Vorfahren der Telostier zu betrachten haben wird — in bedeutendem Maße sich zeigende Tendenz, den Knorpel durch Knochen zu ersetzten, erreicht bei den Teleostiern den höchsten Grad; bei ihnen wird der Knorpel

nicht nur in späteren Entwickelungsstufen von den Knochen mehr oder weniger vollständig zurückgedrängt, sondern es können sogar auch einzelne Skelettstücke, die wir bei den bisher betrachteten Formen noch knorpelig antrafen, von vorneherein schon knöchern angelegt werden.

Andererseits erfährt die Chorda, die bei den Knochenganoiden einer vollständigen Reduktion anheimfallen konnte, bei den Teleostiern keinen so hohen Grad der Rückbildung; im Gegenteil, trotz mancherlei Veränderungen spielt sie selbst noch in der Wirbelsäule des bereits völlig erwachsenen Tieres eine nicht unbedeutende Rolle.

Anfangs unterscheidet sie sich kaum von der Chorda der übrigen Fische; ihre Vakuolen werden auch heute wohl noch vielfach als regelrechte blasige Zellen von polyedrischer Form mit Membran und Kern angesehen, doch ist es wahrscheinlicher, daß das nur bedingungsweise richtig ist, und daß die Entwickelung der Vakuolen sich in ganz

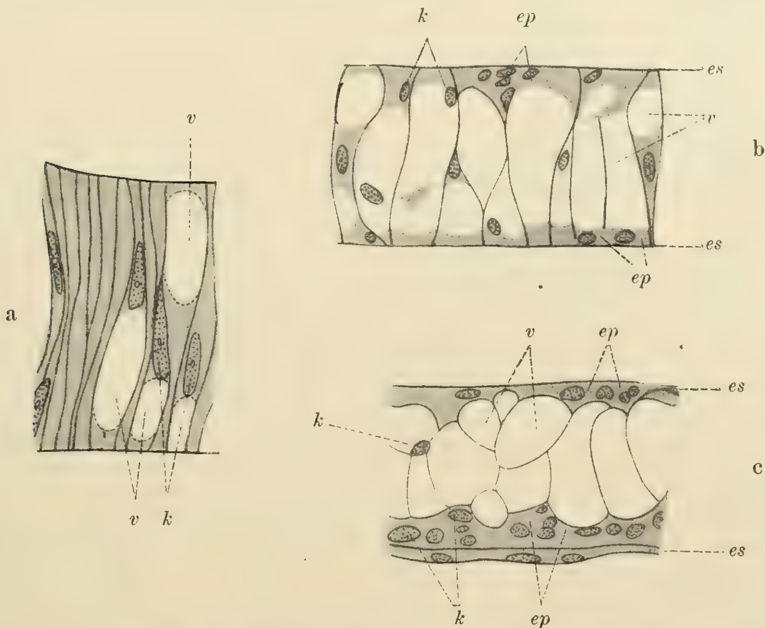


Fig. 256 a—c. a Sagittaler Längsschnitt durch die Chorda eines Embryos von Corregonus Wartmanni 7 Tage nach der Befruchtung. b Ein eben solcher Schnitt durch die Chorda eines Embryos von Corregonus Wartmanni 9 Tage nach der Befruchtung bei derselben Vergrößerung. c Ein gleicher Schnitt durch die Chorda eines 6 mm langen Embryos von Salmo salar. 432 mal vergrößert. Kopieen nach A. ALBRECHT. *v* Vakuolen in den Chordazellen. *k* Kerne der Chordazellen und der protoplasmatischen Rindenschicht der Chorda. *es* elastische Chordascheide. *b* perichordales, vom Sklerotom abstammendes Bindegewebe. *ep* protoplasmatische Rindenschicht (in Bildung begriffenes Chordaepithel).

ähnlicher Weise vollzieht, wie es bei den Holocephalen und Squaliden dargestellt wurde in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen GOETTE's (1879), die neuerdings wieder durch ALBRECHT (1902) Bestätigung fanden (Fig. 256 a—c).

Nach diesen Autoren werden die Grenzen der jungen protoplasmatischen Chordazellen schon in sehr frühen Stadien auf Querschnitten

nicht mehr nachweisbar, so daß die Chorda nur wie ein Protoplasmastrang mit eingestreuten Kernen erscheint, die meistens in der Nähe der Peripherie anzutreffen sind. Bei Längsschnitten stellt es sich aber heraus, daß sie doch aus gesonderten, aber außerordentlich abgeplatteten scheibenförmigen Zellen besteht, die „geldrollenähnlich“ (Goette) hintereinander liegen (Fig. 256a), oft aber auch von keilförmiger Gestalt in einer Doppelreihe pallisadenförmig angeordnet erscheinen (Schmidt 1893). Im Innern dieser so gestalteten Zellen treten dann verschieden geformte, durchsichtige und mit klarer Flüssigkeit gefüllte Vakuolen auf, die sich bald vergrößern und das Protoplasma mit dem darin befindlichen Kern der Zelle vor sich her treiben. Durch ihre Ausdehnung verändern sie auch die ursprüngliche Form der Zellen, sie teils zusammendrückend, teils ausbuchtend (Fig. 256b u. c). Die Scheidewände der Vakuolen, bezw. ihrer ursprünglichen Zellen verschmelzen fest miteinander, während die Hauptmenge des Protoplasmas der Zellen sich in zunächst recht unregelmäßiger Lage an der Peripherie der Chorda ansammelt, wo sich auch zahlreiche Kerne unregelmäßig zerstreut in ihm vorfinden. Damit hat sich also eine „protoplasmatische Rindenschicht“ (Goette) gebildet, in welcher anfangs keine bestimmten Zellgrenzen zu entdecken sind. Später dagegen können sich hier wirkliche Zellen abgrenzen, und man ist dann berechtigt, von einer „epitheliomorphen Schicht“ (Grassi) oder selbst einem Chordaepithel (Gegenbaur) zu sprechen. Von dieser Rindenschicht geht nun auch die Entwickelung weiterer Vakuolen vor sich; sie entstehen in ihr, nehmen an Umfang zu und werden gleichzeitig durch nachfolgende nach der Mitte hingedrängt.

Meistens findet man an den Vakuolenwänden einen Kern, umgeben von einer sehr geringen Menge von Protoplasma. Diese Elemente verschwinden später aber oft vollständig, so daß das Vakuolengerüst dann ein Fachwerk darstellt, das wohl aus Zellen entstanden ist, in dem jede einzelne Vakuole aber keine Zelle im wahren Sinne des Wortes mehr darstellt (Goette, Albrecht). Dabei ist es jedoch nicht ausgeschlossen, daß sich in ihm andererseits nachträglich auch wirklich echte Zellen wieder ausbilden können. Umgeben wird die Chorda von ihrer Scheide, die aus einer inneren dicken Faserschicht und einer dünnen äußeren elastischen Scheide besteht (Fig. 259, 263, 264).

Bezüglich der Benennung und Homologisierung dieser Schichten mit denen der anderen Fische herrschte früher mancherlei Wirrwarr; es ist aber wohl kaum mehr nötig, auf die Differenzen hier noch näher einzugehen; wir wissen jetzt durch die Untersuchungen Ebner's und vieler Anderer, daß die Faserscheide und die äußere elastische Scheide der Teleostier homolog sind den von uns bei den Cyclostomen und Ganoiden mit denselben Bezeichnungen belegten Schichten, und daß sie auch unmittelbar verglichen werden können mit der Chordascheide der Elasmobranchier und Dipneusten, bevor bei diesen eine Einwanderung von Zellen in die Faserscheide stattgefunden hat. Die Chordascheide sämtlicher Fische besitzt also einen im Prinzip übereinstimmenden Bau.

Was die Faserscheide anbelangt, so sind fast alle Autoren (Kölliker, Gegenbaur, W. Müller, Goette, Grassi, Klaatsch, Scheel, Ussow, Albrecht) darin einig, daß sie ein Produkt der Chorda, im besonderen ihrer äußeren Rindenschicht sei und jeglicher

Zellen entbehre. Nur Lwoff leitet sie vom perichordalen Gewebe ab und findet auch Zellen in ihrem Innern, von denen die Fasern der Scheide abstammen sollen. Diese Angabe wird ebenso wie bei den Ganoiden mit Recht beanstandet werden müssen.

Keine so große Uebereinstimmung herrscht über die äußere elastische Scheide. Abgesehen davon, daß Goette (1879) sie anfangs ganz vermißte und statt ihrer eine dünne, zellhaltige Membran (die in Wirklichkeit aber schon dem perichordalen Gewebe angehört) sah, welche er mit der zellhaltigen Chordascheide der Elasmobranchier identifizierte, nahm man früher ziemlich allgemein an, daß sie aus der perichordalen (skelettbildenden) Schicht entstände. Neuerdings sieht man in ihr aber nicht nur eine völlig zellenfreie, aus elastischen Fasern allein bestehende Membran, sondern faßt sie auch nur als Produkt der Chorda auf (Ebner 1896, Ussow 1900 u. a.). Da sie bereits in einer Zeit erscheint, in der perichordale Zellen überhaupt noch nicht vorhanden sind (Albrecht), so können sich diese

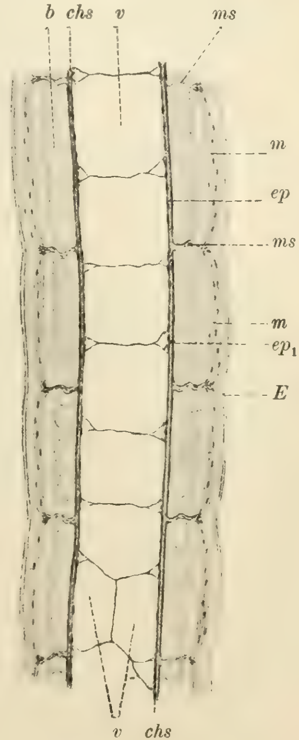


Fig. 257. Horizontaler Längsschnitt durch die hintere Rumpfpartie eines $3^1/_2$ cm langen Leptocephalus (Valdivia-Expedition). Der Schnitt ist durch die Mitte der Chorda gegangen. Vergr. 90mal. *v* die riesigen, einzeln hintereinander liegenden Vakuolen der Chorda; nur an einer Stelle finden sich ausnahmsweise zwei große Vakuolen nebeneinander liegend. *ep* das sehr niedrige „Chordaepithel“. Dort, wo zwei der großen Vakuolen zusammenstoßen (ep_1), sind seine Zellen reichlicher vorhanden. *chs* Chordascheide; bei der schwachen Vergrößerung lassen sich die Details in ihr leider nicht mehr deutlich erkennen, doch ist durch die mediane hellere Partie die Faserscheide, durch den pheripheren dunkleren Strich das perichordale, sich der Scheide dicht anschließende Bindegewebe angedeutet. Zwischen diesem und der Faserscheide befindet sich die sehr schwach entwickelte Elastica externa. *b* sehr zartes, faseriges Bindegewebe. *m* Muskeln (Myomeren). *ms* Myosepten bis an die Chordascheide ziehend. *E* Epidermis.

nicht an ihrer ersten Entstehung beteiligen; ebensowenig ist es wahrscheinlich, daß ihr späteres Wachstum auf Kosten dieser Zellen — was von Manchen, z. B. Ussow, angenommen wird — erfolgt (v. Ebner, Albrecht). Klaatsch und auch v. Ebner glauben, daß sie von den jugendlichen Chordazellen abgeschieden wird, und zwar schon dann, wenn diese noch protoplasmatisch und vakuolenfrei sind (daher primäre Chordascheide, Klaatsch), daß sie aber, sobald die protoplasmatische Rindenschicht der Chorda entstanden ist, und die Faserscheide (sekundäre Chordascheide, Klaatsch) nunmehr von dieser produziert wird, hierdurch bald aus der direkten Berührung mit den Chordazellen kommt.

Endlich ist noch die Elastica interna zu erwähnen, die zuerst von Kölliker beschrieben wurde, deren Existenz später aber geleugnet worden ist; v. Ebner (1896) zeigte jedoch, daß an der

inneren Seite der Faserscheide bei vielen Teleostiern tatsächlich elastische Fasern vorhanden seien, so daß es in gewisser Hinsicht berechtigt wäre, von einer inneren elastischen Scheide zu sprechen. Immerhin ist diese aber kein selbständiges Gebilde, sondern nur eine spätere Modifikation der innersten Schichten der Faserscheide.

Erwähnt mag endlich noch eine eigenartige Ausbildung der Chordascheide werden, die sich bei Muränidenlarven (Leptocephalus) findet,

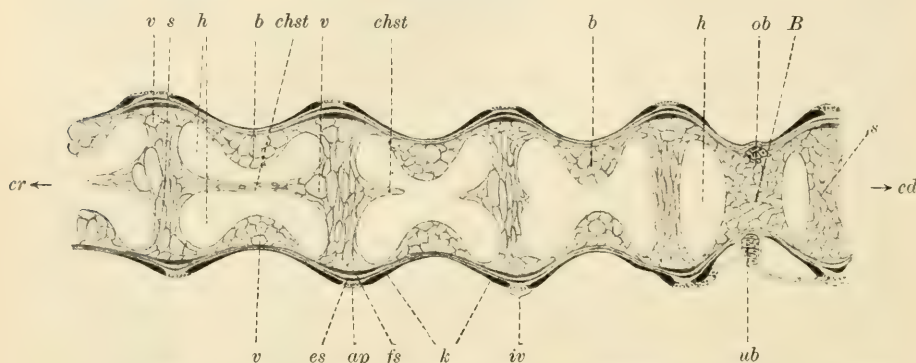


Fig. 258. Sagittaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines 3,8 cm langen Embryos von Zoarces vivipara. Vergr. 68mal. Der Schnitt ist etwas schräge geführt, so daß er am kranialen Ende (*cr*) zwar genau durch die Mitte des Wirbels geht, an dem kaudalen (*cd*) jedoch schon beträchtlich seitlich; deswegen wird der central im Doppelkegel des Wirbels gelegene Chordastrang (*chst*) kranial noch ganz, weiter kaudal nur teilweise oder gar nicht getroffen. *s* das an den intervertebralen Partieen gelegene und hier die Kegelfacetten zweier benachbarter Wirbel ausfüllende Chordaseptum. *b* die lateral von den Chordahöhlen befindliche Chordamasse, die einen inneren Belag des knöchernen Doppelkegels des Wirbels bildet und später meistens vollständig rückgebildet wird. *v* die Vakuolen im Chordagewebe. *k* Knochen des doppelkegelförmigen Wirbelkörpers, an den Enden der Wirbelkörper bereits ziemlich dick abgelagert, in der Mitte von ihnen jedoch erst noch eine sehr dünne Lamelle bildend. *ob* knorpeliger oberer, *ub* unterer Bogen. *iv* intervertebrale Partie. Die Details sehe man bei der nächstfolgenden Figur. *fs* Faserscheide. *es* elastische Scheide der Chorda. *ap* große osteoblastische Zellen des äußeren Periosts.

bei denen es den Anschein hat, als würde sie nur von mesodermalem Bindegewebe geliefert. Die Faserscheide ist bei ihnen meistens gut, die äußere elastische in der Regel aber nur sehr schwach entwickelt, so daß sie leicht übersehen werden kann. Rings um sie herum lagert sich dagegen ein eigentümliches, festes und fast zellenloses perichordales Bindegewebe so dicht an, daß es fast unmöglich ist, eine Grenze zwischen den beiden verschiedenen Elementen zu ziehen, und somit Scheide und Bindegewebe scheinbar ein untrennbares Ganze bilden. An geeigneten Präparaten (wie z. B. an dem noch weiter unten erwähnten Exemplar Fig. 257) kann man die Elastica externa aber dennoch nachweisen und darthun, daß auch bei Leptocephalus im Grunde keine Ausnahme von den bei anderen Teleostiern vorkommenden Verhältnissen stattfindet (Schauinsland).

In späteren Entwickelungsperioden erleidet die Chorda mancherlei Veränderungen. Am geringsten ist das von den bis jetzt untersuchten Formen noch bei Syngnathus acus der Fall (v. Ebner 1896). Bei bereits vollständig erwachsenen Tieren werden die Wirbel im Innern noch ganz vom Chordagewebe erfüllt. Die Vakuolen desselben sind gegen die Mitte hin stark verlängert, wodurch ein axialer Chorda-

strang, wie wir ihn bei den Cyclostomen, Elasmobranchiern und Ganoiden bereits antrafen, gebildet wird.

Eine recht interessante Getsaltung zeigt die Chorda bisweilen bei den mit dem Namen Leptocephalus bezeichneten Fischlarven (so z. B. bei einem $3^1/_2$ cm langen von der „Valdivia-Expedition“ stammenden Exemplar, SCHAUINSLAND). Ihr Gewebe wird nämlich von riesig großen Vakuolen durchsetzt, die die Gestalt von Cylindertrommeln besitzen und das gesamte von der Chordascheide gebildete Lumen — abgesehen von einer äußerst dünnen, epitheliomorphen Rindenschicht — einnehmen, indem sie dabei in auffallender Regelmäßigkeit hintereinander aufgereiht sind (Fig. 257). Auf je ein aus der Anordnung der Muskulatur und der Nerven erkennbares Segment kommen in der vorderen Körperregion ein bis ein und einhalb, weiter im Schwanz auch zwei bis drei solcher Vakuolen, die wahrscheinlich aus der Verschmelzung einer größeren Anzahl entstanden sind.

In der Mehrzahl der daraufhin beobachteten Knochenfische bilden sich innerhalb der Chorda bedeutende Hohlräume aus, die oft so regelmäßig sind, daß dadurch ganz charakteristische und immer wiederkehrende Bilder hervorgerufen werden. So erscheint z. B. bei Esox lucius (GOETTE 1879, v. EBNER 1896), Gasterosteus aculeatus (USSOW), Zoarces viviparus (SCHAUINSLAND) das Chordagewebe nur an den intervertebralen Partieen ununterbrochen und bildet dort ein Septum, durch das die Mündungen der knöchernen Doppelkegel zweier aneinander stoßender Wirbel ausgefüllt werden (Fig. 258).

Je zwei benachbarte Septen werden verbunden durch einen Chordastrang, der vertebral liegt und von einem großen Hohlraum umgeben ist. Er zieht durch die enge Oeffnung, durch welche bei alten Wirbeln die Spitzen der beiden Kegel miteinander kommunizieren, und wird an dieser Stelle später wahrscheinlich völlig durchbrochen. Endlich findet sich lateral von der Höhle noch Chordasubstanz, welche die innere Wand des Wirbelkörpers bekleidet. Anfangs noch in reichlicher Menge vorhanden (Fig. 258), schwindet sie an dieser Stelle später derartig, daß sie oft nur mit Mühe nachweisbar ist.

Bezüglich jener großen Lücken und Hohlräume innerhalb der Chorda vieler Teleostier und Elasmobranchier mag auf einen ähnlichen Vorgang bei den Tunicaten hingewiesen werden; auch bei diesen wird ja fast das ganze Chordagewebe zerstört, so daß von ihm nur die periphere, epitheliomorphe Schicht übrig bleibt, und die Chorda dann einen mit Flüssigkeit angefüllten Kanal darstellt.

Innerhalb des eben erwähnten intervertebralen Chordaseptums fand v. EBNER (1896) beim Hecht eigentümliche, offenbar sekundär aus den, bezw. in den Vakuolenwänden entstandene Zellen. Sie sind von polyedrischer Gestalt und bestehen, abgesehen von einer kleinen Höhle, welche den Kern einschließt, aus einer faserigen Masse, die nach allen Seiten hin durch Stachelfortsätze mit den Nachbarzellen in Verbindung steht. Ihre Aehnlichkeit mit den Stachelzellen einer verhornenden Epidermis ist äußerst groß, und v. EBNER bezeichnet sie deswegen auch als „epidermoide Zellen“. Das ganze, aus ihnen zusammengesetzte Gewebe erinnert einerseits an epidermale Bildungen, andererseits an Knorpelzellen mit Kapseln. Im Chordastrange und in der lateralen Wand der Chordahöhle kommen dagegen überwiegend lange Faserzellen ohne Stacheln vor.

Bemerkenswert ist endlich auch noch der letzte kaudale

Abschnitt der Chorda. Ihre Zellen bewahren hier nämlich während langer Zeit einen embryonalen Charakter; sie sind protoplasmatisch und nicht getrennt in eine epitheliomorphe Rindenschicht und centralwärts davon gelegene Vakuolen. Letztere befinden sich allein in den vordersten Partieen des Chordaendes, und zwar nur in geringer Zahl und kleiner Form. Die Teleostier unterscheiden sich hierdurch von den Elasmobranchiern, bei denen die Chorda bis ans äußerste Ende vakuolisiert wird (v. SCHMIDT 1893). Aber auch bei

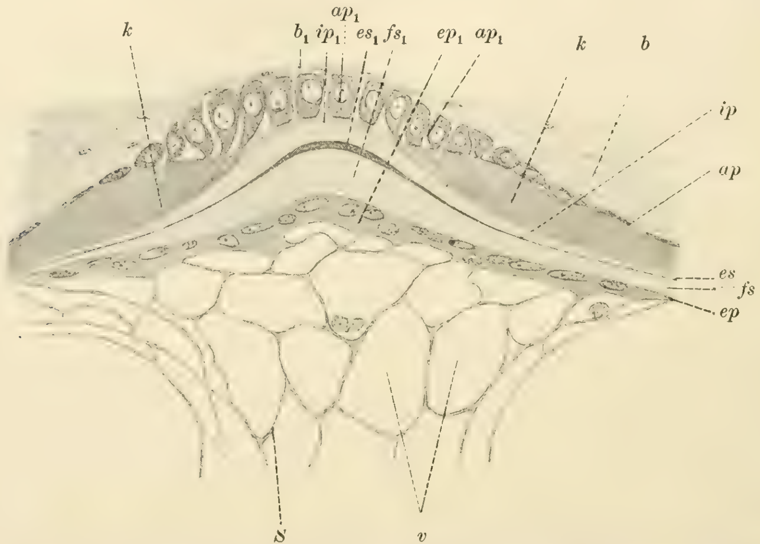


Fig. 259. Eine der auf der vorhergehenden Abbildung Fig. 258 dargestellten intervertebralen Partieen (*iv*) bei 880-maliger Vergrößerung. *S* Chordaseptum. *v* Vakuolen im Chordagewebe. *ep* epitheliomorphe Schicht der Chorda (Chordaepithel). ep_1 die intervertebrale Wucherung dieser Schicht. *fs* Faserschicht der Chordascheide. fs_1 die intervertebrale Anschwellung derselben (Ligamentum intervertebrale internum KÖLLIKER). *es* äußere elastische Schicht der Chordascheide. es_1 ihre intervertebrale Wucherung. *k* der zellenlose Knochen des Wirbelkörpers. *ap* das äußere Periost dieses Knochens. Die Zellen desselben nehmen nach den Enden des Wirbels immer mehr und mehr an Größe zu — man sieht hier, wie sich protoplasmatische Fortsätze bis tief in die von ihnen abgeschiedene Knochensubstanz hinein erstrecken — und setzen sich auch zwischen den Wirbelenden auf das hier ebenfalls zu einem Wulst (ip_1 Ligamentum periostale internum v. EBNER) verdickte, aus zellenlosem, faserigem Bindegewebe bestehende, sog. innere Periost (*ip*) fort. (Die Führungslinie von *ip*, die fälschlich bis zur Elastica externa reicht, ist zu lang gezeichnet.) *b* loses, den Wirbelkörper umgebendes Bindegewebe. b_1 die intervertebrale Verdichtung desselben, die sich später auch zu einem Ligament umbildet (Ligamentum intervertebrale externum KÖLLIKER).

den Knochenfischen wird das differente letzte Chordaende, der Chordastab (SCHMIDT), — der auch bei den höheren Vertebraten vorkommt und bei den urodelen Amphibien eine knorpelähnliche Beschaffenheit erhält — später allerdings doch zum allergrößten Teil in vakuolisiertes Chordagewebe umgewandelt.

Ebenfalls im Schwanzende findet USSOW (1900) bei Gasterosteus eine Chordasubstanz von rein faserig-bindegewebigem Charakter.

Bezüglich der histologischen Auffassung schließt sich dieser Autor, nachdem man früher das Chordagewebe teils dem Knorpelgewebe, teils

den epithelialen Gebilden zugezählt hatte, der Ansicht v. EBNER's (1896) an und glaubt, daß „das junge Chordagewebe ein embryonales indifferentes Gewebe ist, welches sowohl den epithelialen als auch den bindegewebigen ähnliche Gebilde produzieren kann". Diese Anschauung würde nicht im Widerspruch stehen mit der embryologischen Erfahrung (gewonnen bei den Sauropsiden, SCHAUINSLAND 1898, 1900), daß in den ersten Entwickelungsstadien der Chorda oder des „Kopffortsatzes" eine teilweise Mischung meso- und entodermaler Elemente stattfindet; denn gerade dadurch könnte wohl der spätere, teils mesenchymatöse, teils auch epitheliale Charakter des Organes erklärlich sein.

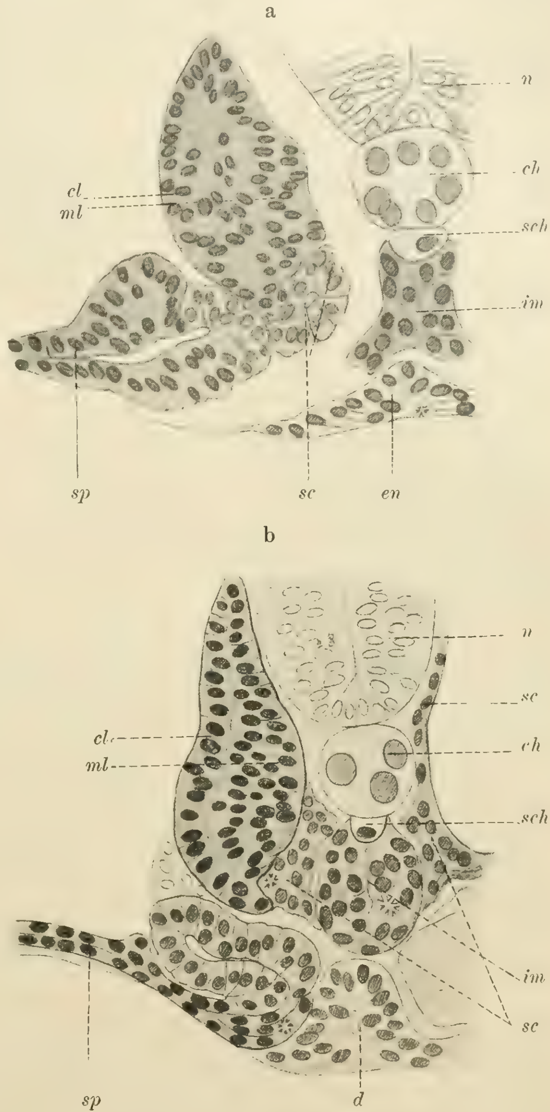


Fig. 260a u. b. Zwei Querschnitte zur Erläuterung der Entstehung des Sklerotoms bei der Forelle nach SWAEN u. BRACHET. Schnitt Fig. 260a geht durch das 4. Ursegment eines 10 Tage 11 Stunden alten Embryos (mit 23 Ursegmenten) und Schnitt Fig. 260b durch das 6. Ursegment eines Embryos mit 28 Ursegmenten im Alter von 11 Tagen 7 Stunden. *n* Neuralrohr. *ch* Chorda. *sch* Subchorda. *ml* Muskellamelle des Ursegmentes. *cl* Cutislamelle. *sp* Seitenplatten. *sc* Sklerotom; an der rechten Seite der Fig. 260b schon dorsalwärts an der Chorda und dem Medullarrohr entlang gewuchert. *im* mesodermale, „intermediäre" Zellmasse, anfangs zwischen Ursegment und Seitenplatte liegend. *en* Entoderm. *d* das aus diesem entstandene Darmrohr.

Von den späteren Schicksalen der Chordascheide ist vornehmlich hervorzuheben, daß die Faserschicht intervertebral stark wuchert und dort einen dicken, nach außen vorspringenden Wulst darstellt (Fig. 259); die elastische Scheide zeigt hier ebenfalls eine beträchtliche Dicke. Es ist einleuchtend, daß damit an jener

Stelle auch eine mächtige Ausbildung der epitheliomorphen Rindenschicht (die vertebral später oft völlig reduziert wird) Hand in Hand geht, da diese ja nicht nur als die Matrix des Chordaseptums, sondern auch der Scheide aufzufassen ist. In ihrem übrigen Verlauf erscheinen die beiden Schichten der Scheide sehr stark rückgebildet; trotzdem lassen sie sich aber selbst beim erwachsenen Tier (z. B. beim Hecht, v. EBNER 1896) als innerer Belag des knöchernen Wirbelkörpers doch noch nachweisen.

KÖLLIKER (1864) glaubte, daß die Chordascheide im Bereich der Wirbelfacetten in Knochen übergehe, den er als chordalen knöchernen Doppelkegel bezeichnete. Mit Ausnahme CARTIER's (1875) haben alle späteren Autoren eine Beteiligung der Chordascheide bei der Verknöcherung in Abrede gestellt, und jedenfalls mit Recht. Eine Bedeutung für den Aufbau des knöchernen Wirbelkörpers hat die Scheide durchaus nicht, wenngleich es nicht unmöglich ist, daß bei dieser oder jener Form in späten Stadien die elastische, vielleicht sogar auch die Faserscheide stellenweise in den Knochen des Wirbelkörperss einbezogen wird.

Beim Lachs und beim Hecht wies KÖLLIKER nach, daß die Chorda bei ausgewachsenen Tieren sich über das Ende der Wirbelsäule hinaus erstreckt, und wir wissen heute, daß thatsächlich von den Knochenfischen an bei allen höheren Wirbeltieren die Anlage der knorpeligen oder knöchernen Wirbelsäule kürzer ist als die der Chorda; es wird hierdurch wahrscheinlich, daß während der Phylogenese eine Reduktion in der Länge des Achsenskelettes stattgefunden hat (O. SCHMIDT).

Obgleich kein Teil der Wirbelsäule aus ihr seinen Ursprung nimmt, so muß doch erwähnt werden, daß sich auch bei den Teleostiern ebenso wie bei den Elasmobranchiern und Ganoiden eine Hypochorda oder Subchorda findet (Fig. 260a und b). Durch GOETTE (1875), HENNEGUY (1888), FRANZ (1898) wurde ihre entodermale Natur auch bei den Knochenfischen festgestellt. Nach letzterem Autor löst sie sich bei der Forelle und beim Lachs von einer an der dorsalen Darmwand entspringenden Leiste unter Bildung segmental angeordneter Brücken ab. Ein Lumen ist in ihr niemals nachzuweisen; nach längerer oder kürzerer Zeit geht sie völlig zu Grunde, ohne am Aufbau irgend welcher Organe sich zu beteiligen, auch nicht des Ligamentum longitudinale ventrale (wie KLAATSCH meinte), das vielmehr nur aus den Zellen des axialen Mesenchyms entsteht. —

Wir wenden uns jetzt dem perichordalen Bindegewebe zu. W. MÜLLER und HIS nahmen das Entstehen aller Bindesubstanzen aus den Gefäßadventitien an, während KÖLLIKER und GEGENBAUR es aus den Urwirbeln entspringen lassen. Heute weiß man, daß die letztere Anschauung die richtige ist. Dabei braucht es jedoch nicht völlig ausgeschlossen zu werden, daß das perichordale Gewebe in späterer Zeit nicht auch von anderer Seite geringen Zuwachs erhalte. So glaubt, im Anschluß an GOETTE, USSOW, der sich dabei namentlich auf seine Untersuchungen bei Cyclostomen stützt, daß es durch Blutelemente vermehrt werde. Wie dem auch sein mag, diese Quellen sind jedenfalls gegenüber den Ursegmenten von verschwindender Bedeutung.

Die Entwickelung des Sklerotoms ist an der Forelle von

Swaen und Brachet (1899) näher untersucht worden. Nach ihnen zerfällt das Mesoderm wie gewöhnlich in die segmentierten Ursegmente und die unsegmentierten Seitenplatten. (Bei einigen Teleostiern, so auch bei der Forelle und dem Lachs, kommt außer diesen beiden Mesodermmassen noch die zwischen ihnen gelegene und sie miteinander verbindende „intermediäre Zellenmasse“ vor, die sich später von ihnen trennt und sich medianwärts vorschiebt, so daß Ursegmente und Seitenplatten dann einander berühren. Nach Vereinigung mit der auf der anderen Seite gelegenen Partie geht aus ihr ein einziger medianer Zellenstrang hervor, der in der Hauptsache nur zur Bildung einer Vene Verwendung findet [Fig. 260].) Jedes Ursegment stellt ein Kästchen dar, das kompakt mit Zellen erfüllt ist, die an der Oberfläche epithelial angeordnet sind. An der ventralen Kante jedes Segmentes erscheinen die oberflächlichen Zellen regelmäßiger angeordnet und unterscheiden sich dadurch, sowie auch durch ihre Dimensionen und ihr homogenes Aussehen von den übrigen, namentlich auch von den dorsal davon gelegenen medianen Zellen, aus denen sich die Muskulatur entwickeln wird (Muskelblatt des Ursegmentes, Myotom), obwohl sie mit ihnen im Zusammenhang stehen. Sie sind in einer Lage radiär angeordnet und begrenzen eine kleine unregelmäßige Höhle; diese oder vielmehr ihre Wände stellen den ersten Beginn des Sklerotoms in jedem Segment dar (Fig. 260a). Der Hohlraum verschwindet darauf, indem seine Wände sich dicht aneinander legen, und jedes Sklerotom besteht dann aus zwei epithelialen Blättern, welche sowohl unter sich als auch mit der ventralen Kante des übrigen Ursegmentes in Verbindung stehen. Während dieser Zustand noch bei Embryonen im Alter von 10 Tagen und 23 Stunden obwaltet, vollzieht sich darin von da an sehr rasch ein Wandel, denn schon bei 11 Tage und 7 Stunden alten Embryonen ist der epitheliale Charakter des Sklerotoms verloren gegangen (Fig. 260b); seine Zellen besitzen dann bereits eine sehr unregelmäßige Gestalt und beginnen sich zu zerstreuen; nur noch kurze Zeit sind sie segmental voneinander gesondert, dann fließen sie in eine scheinbar ungegliederte Mesenchymmasse zusammen, die sich in die Zwischenräume zwischen den benachbarten Organen hineindrängt.

Nach dieser Schilderung ist die Entstehung der Sklerotome bei den Knochenfischen wohl nur eine Modifikation der bei den Holocephalen und Squaliden mitgeteilten Entwickelungsweise.

Die auf diese Art gebildeten Sklerotomzellen umgeben also sowohl die Chorda (Perichordalzellen) als auch das Rückenmark, über dem sie sich bereits frühzeitig vereinigen (Membrana reuniens superior), aber auch in die Lücken zwischen je zwei benachbarten Ursegmenten bezw. zwei Myotomen schieben sie sich hinein. So ist dann schließlich Chorda und Medullarrohr rings von Bindegewebe umgeben, deren am meisten median befindliche Lage man als skeletoblastisches Gewebe unterscheiden kann, das von Johannes Müller seiner Zeit noch als „äußere Chordascheide“ bezeichnet wurde.

Innerhalb dieser letzteren Schicht beginnt die erste Anlage des festen Skelettes, womit das Stadium der „häutigen Wirbelsäule“ bereits früh sein Ende erreicht.

In der Nähe der Grenze zwischen je zwei Myotomen bezw. Myomeren finden sich schon frühzeitig stärkere Ansammlungen von Sklerotomzellen, welche einerseits den Raum zwischen Chorda und Nerven-

rohr, andererseits zwischen Chorda und Aorta anfüllen. Sie stellen die ersten Anlagen der oberen und unteren knorpeligen Bögen dar. Die ersten Knorpelzellen liegen dabei nicht unmittelbar der elastischen Scheide an, sondern entstehen etwas entfernt davon an einer Stelle, welche der Mitte der späteren Bogenbasis entspricht.

Also auch bei den Knochenfischen findet immer eine knorpelige Präformierung der Bögen statt; nur ist die Ausdehnung derselben eine beschränkte. Stets aber, und zwar selbst bei solchen Formen (Hecht, Salmoniden), die sich durch Knorpelreichtum auszeichnen, fehlt den distalen Bogenteilen der Knorpel gänzlich, da sie sogleich knöchern angelegt werden (Fig. 261); aber auch an den proximalen Abschnitten kann bei vielen Fischen, z. B. manchen Cyprinoiden, die knorpelige Anlage so gering sein, daß sie sich nur auf einen spärlichen Bezirk in der Bogenbasis beschränkt.

In der Regel bestehen die Knorpelbogen dort, wo sie gut entwickelt sind, aus einer mehr oder weniger großen Basisplatte und

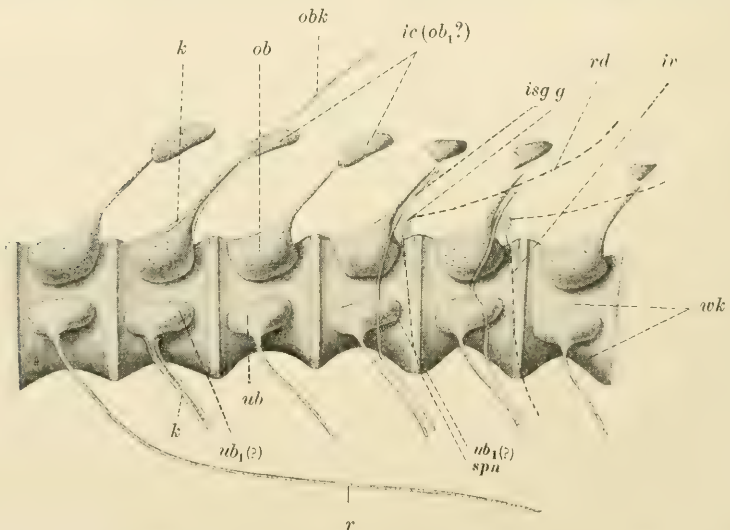


Fig. 261. Ein Stück der vordersten Wirbelsäule eines 6 cm langen Hechtes bei etwa 24-facher Vergrößerung. Methylenblaupräparat. Der Knorpel ist punktiert. *wk* knöcherner Doppelkegel des Wirbelkörpers. *iv* intervertebrale Partieen. *ob* obere, *ub* untere Bögen; kaudal-kranialwärts rücken die unteren Bögen allmählich immer mehr dorsal bis in die Nähe der oberen Bogenbasen empor, ein Verhalten, das noch deutlicher wäre, wenn das Stück der abgebildeten Wirbelsäule länger sein würde. Man beachte die längliche Form der knorpeligen Bogenbasen und namentlich ihre kaudale Verlängerung an den unteren Bögen, ub_1 (?); es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese den kranialen Bogenstücken bei Amia (cf. Fig. 247, 250 etc. ub_1) entsprechen. *k* Knochenbelag der Bögen, nur am 2. Wirbel gezeichnet. Das distale Ende der Bögen wird nie mehr knorpelig, sondern stets knöchern angelegt; es ist nur am 2. oberen Bogen gezeichnet worden (*obk*). *ic* (ob_1 ?) die sogenannten Intercalaria — siehe Text — wahrscheinlich den oberen Abschnitten zu kranialen Sklerotomen gehöriger, oberer Bögen entsprechend. *r* Rippen. Sie sind in diesem Körperabschnitt von sehr bedeutender Länge; nur am ersten Wirbel ist der knorpelige Rippenabschnitt ganz ausgezeichnet (aber nicht in der richtigen Lage, sondern weit dorsal- und kaudalwärts verlagert); das äußerste, rein knöcherne Ende ist jedoch auch an ihm fortgelassen. Die Basen der unteren Bögen — namentlich nach erfolgter Abgliederung der Rippen — bezeichnet man im Rumpf auch als „Basalstümpfe". *isg* Intersegmentalgefäße, über die kaudale Verlängerung der Bogenbasen laufend *spn* Spinalnerv (nur punktiert). *rd* sein Ramus dorsalis. *g* spinales Ganglion.

einem sich auf ihr erhebenden und sich oft ganz plötzlich absetzenden, dünnen, cylinderförmigen Bogenstück (Fig. 261). Während die Hauptmasse der Platte — sowie auch der Bogen selbst — sich meistens an dem kranialen Ende des späteren Wirbelkörpers findet, erstreckt sie sich bisweilen in länglicher Form, wie beim Hecht (Fig. 261), weiter kaudalwärts, ja es kann vorkommen, daß dieser letztere Teil sogar als besonderes, selbständiges Knorpelstück auftritt. Die beigefügte Figur (Fig. 262) zeigt dieses Verhalten an einzelnen unteren Bögen im Schwanze des Lachses. Daß jene kaudalen Platten als die Reste eines zweiten Bogens aufzufassen und demnach direkt den kranialen Bogenstücken bei Amia (cf. Fig. 247, 250 etc.) zu vergleichen sind, dürfte beim Lachs wohl sicher, beim Hecht aber wahrscheinlich sein (Schauinsland).

Die unteren Bögen, die im Rumpf später in „Basalstümpfe" und Rippen gegliedert sind, besitzen bei den meisten Teleostiern, wenn man sie vom Schwanz nach dem Kopf hin verfolgt, die Neigung, je weiter nach vorn in desto höherem Grade dorsalwärts heraufzurücken, dabei sicherlich beeinflußt durch das Verhalten der Muskulatur, vielleicht auch durch die Lage der Eingeweide innerhalb der Leibeshöhle. Etwas ganz Aehnliches fanden wir bereits bei Vertretern der früher besprochenen Fischabteilungen vor, so z. B. bei Amia, aber auch bei den Elasmobranchiern, unter denen wieder die Rajidae am ausgeprägtesten das Emporsteigen der unteren Bögen zeigten. Ebenso wie es dort dabei zum Verschmelzen von dorsalen und ventralen Bögen kommt, kann dieser Fall auch bei Teleostiern, z. B. bei Rhodeus, eintreten.

Man hat daraus den Schluß gezogen (Scheel 1893), daß bei jenen Knochenfischen keine wahren unteren Bögen vorhanden seien, sondern daß diese vielmehr „Parapophysen", Querfortsätze wären, die gemeinschaftlich mit den oberen Bögen entständen und als Teile derselben aufzufassen seien. Weiter kaudalwärts rückten sie von den oberen Bögen ab und würden selbständig; sogar die Kaudalbögen im Schwanze würden danach nur ventral gelagerte Parapophysen sein. Wie völlig irrtümlich diese Folgerung ist, braucht nach dem vorher Gesagten wohl kaum mehr näher auseinandergesetzt zu werden.

Im Zusammenhang mit jenem Verschmelzen der oberen und unteren Bögen steht meistens eine stärkere Ausbreitung des Knorpels an diesen Stellen; so ist denn auch bei Rhodeus an dem vordersten Abschnitt der Wirbelsäule die Chorda fast völlig von Knorpel umgeben.

Ein ähnlicher Knorpelreichtum findet sich nach Grassi in dem vierten und fünften Wirbel der Cyprinoiden überhaupt.

Am Schwanze können die Basen der knorpeligen unteren Bögen der einen Seite mit denen der anderen ventral von der Chorda verschmelzen; das geschieht z. B. bei den Cyprinoiden (Grassi) und bei Peloria (Schauinsland). Auch hierdurch wird eine stärkere Umwucherung der Chorda mit Knorpel hervorgerufen, wie es sonst bei den Knochenfischen der Fall ist. Recht bemerkenswert ist dieses Verwachsen der unteren Bögen im Schwanze von Cyclopterus lumpus (Ussow 1900), weil dadurch ein ganz ähnlicher hypochordaler Knorpel wie bei den anuren Amphibien gebildet wird.

Bei einigen Teleostiern, so namentlich beim Hecht (Goette 1879), auch bei Salmoniden und Clupeiden (Stannius, Scheel) trifft man

oberhalb des Rückenmarkkanals und unterhalb des oberen elastischen Bandes paarige, später auch miteinander verwachsene Knorpelstücke an, die zwischen den oberen Bogenenden liegen (Fig. 261, 263), mit deren Knochen sie bei älteren Tieren völlig verwachsen. Meistens findet man die Angabe (Goette, Albrecht), daß sie mit den Bögen nicht in einer Ebene liegen, sich nur mit ihrem hinteren Ende der Innenseite derselben anfügen und sie nach vorne hin ein gutes Stück überragen. Es scheint trotzdem aber, daß sie im ausgebildeten Zustand sich vielmehr vorwiegend nach hinten über die Bögen hinaus erstrecken (Fig. 261) und daher zum kaudalen Ende jedes Wirbels (kraniales Sklerotomstück) zu zählen sind. Ganz ähnliche Knorpel trafen wir bereits bei Amia und Lepidosteus an. Goette vergleicht sie den Interkalarien der Selachier. Jedenfalls wird das richtiger sein, als sie nur für den eigentlichen dorsalen Abschluß der oberen Bögen zu halten (Scheel). Sie werden wahrscheinlich, ebenso wie bei Lepidosteus, als dorsale Reste von Bögen des kranialen Sklerotomstückes zu betrachten sein, deren basalen, der Chorda aufsitzenden Teile knorpelig entweder gar nicht mehr, oder jedenfalls von der Basis des eigentlichen Bogens nicht mehr getrennt, zur Ausbildung gekommen sind.

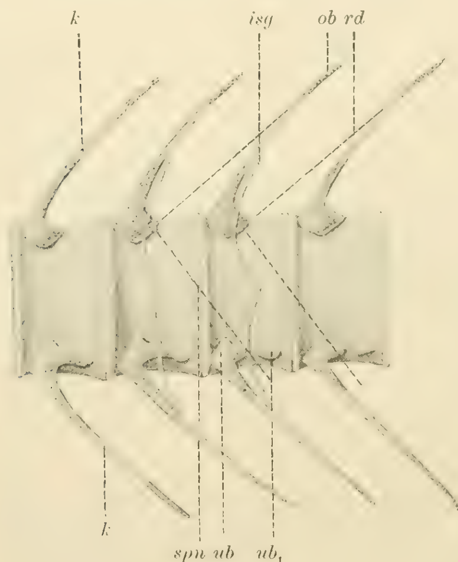


Fig. 262. Vier Wirbel aus der vorderen Schwanzwirbelsäule eines 2,5 cm langen Lachses (Salmo fario). Vergr. 32mal. Methylenblaupräparat. *ob* oberer Bogen. Die Basen der unteren Bögen sind stark kranial-kaudalwärts verlängert. Das hintere Ende (ub_1) ist dabei nicht selten völlig abgetrennt von dem vorderen *ub*. *spn* Verlauf des Spinalnerven durch eine punktierte Linie angedeutet. *rd* Ramus dorsalis des Spinalnerven. *isg* Intersegmentalgefäß. Die proximalen und die distalen Enden der oberen und unteren Bögen sind knorpelig, werden aber durch einen rein knöchernen Abschnitt (*k*) voneinander getrennt.

Aus der Geschichte der oberen Wirbelbögen in späteren Stadien möge gleich hier noch erwähnt werden, daß sie sofort oberhalb des Nervenrohres ebenso wie bei den Ganoiden nochmals auseinanderweichen zur Bildung eines zweiten, wenn auch nur engen Kanals — des oberen Wirbelkanals — in welchem das dorsale elastische Längsband liegt (Fig. 263). Dorsal von diesem nähern sich die beiderseitigen Bögen wieder, verschmelzen miteinander entweder zu einem unpaaren Processus spinosus, oder sie laufen getrennt dicht nebeneinander her. Beides kann bei ein und demselben Individuum vorkommen. Daß alle diese Teile nur allein aus Knochen bestehen, die sich, ohne knorpelig vorgebildet zu sein, direkt auf bindegewebiger Grundlage aufbauen, ist nach dem, was über die geringe Beteiligung des Knorpels an der Entstehung des Bogens vorher gesagt wurde, selbstverständlich.

Knorpelig präformiert sind dagegen stets die **Flossenstrahlträger** (GEGENBAUR), die sich unmittelbar dorsal an die distalen Enden der Dornfortsätze der Bögen anschließen oder sich bisweilen auch, wie bei Gasterosteus, dicht zwischen die nicht verschmolzenen distalen Enden der oberen Bögen einkeilen. Flossenstrahlträger sind oft auch vorhanden, selbst wenn eine wirkliche Flosse gar nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

GRASSI (1883) spricht die Vermutung aus, daß die Flossenstrahlträger ursprünglich abgegliederte Stücke der oberen Bögen seien.

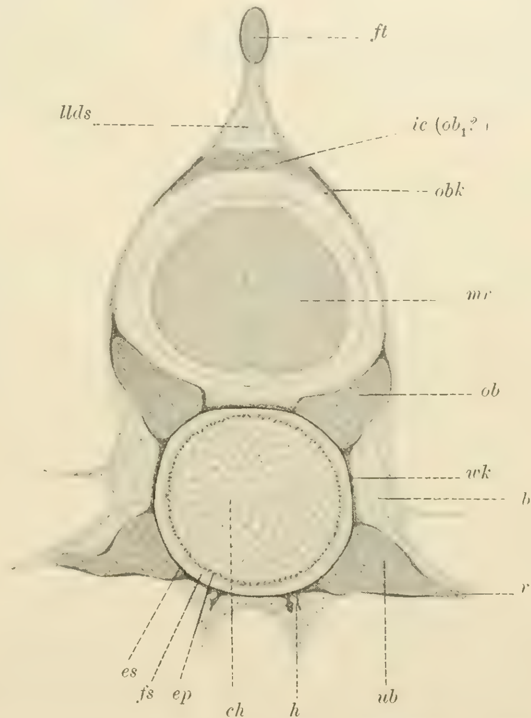


Fig. 263. Querschnitt durch einen Wirbel aus dem vorderen Teil der Wirbelsäule von Esox lucius (3½ cm lang). Vergr. 60 mal. *ob* oberer Bogen. *obk* distaler, rein knöcherner Teil des oberen Bogens vom vorhergehenden Wirbel. *ic* (ob_1?) die paarigen, fast zu einem Knorpelstück verwachsenen „Intercalarien" des vorhergehenden Wirbels (cf. Fig. 261). *ub* untere Bögen (Basalstümpfe). *r* Rippe, von den Basalstümpfen noch nicht abgetrennt. *k* Knochen, überall durch einen ganz dunklen Farbenton angedeutet. *wk* Knochenlamelle des Wirbelkörpers, die in direktem Zusammenhang mit dem Knochenbelag der Knorpelbasen steht. *h* Knochenfortsätze der knöchernen Wirbelkörperlamelle, die wahrscheinlich den Hämalfortsätzen der Elasmobranchier und Ganoiden entsprechen. *b* Bindegewebe; in der medianen Partie desselben, dem skeletoblastischen oder skeletogenen Bindegewebe, entsteht der Knochen des Wirbelkörpers. *ch* Chorda. *ep* Chordaepithel. *fs* Faserschicht der Chordascheide. *es* äußere elastische Scheide, sehr deutlich unterhalb der knorpeligen Bogenbasen, weniger leicht unterhalb des Knochens bemerkbar. *mr* Medullarrohr. *llds* Ligamentum longitudinale superius. *ft* Flossenstrahlenträger.

Schließlich werde noch erwähnt, daß die anfangs stets schmächtige Gestalt der oberen Bögen durch spätere Knochenauflagerungen verändert werden kann, so daß sie selbst die Form breiter Knochendächer annehmen (Anguilla, Echeneis). Auch entwickeln sich oft vorne und hinten Fortsätze, die zur Artikulation mit den benachbarten Bögen dienen (Fig. 267).

Abgesehen von den Formen, bei denen die knorpelige Anlage der Bögen, insbesondere ihrer Basen eine ausnahmsweise große Mächtigkeit erreicht (Esox, Salmo etc.), und auch von jenen Fällen, in welchen bei einer Verschmelzung der oberen und unteren Bögen im vorderen Wirbelsäulenabschnitt der die Chorda umgebende Knorpel eine größere

Ausdehnung besitzt, ist die Beteiligung der knorpeligen Bögen und damit des Knorpels überhaupt an dem Aufbau des Wirbelkörpers eine äußerst geringe. Derselbe besteht, und zwar von vornherein, in weitaus überwiegendem Maße nur aus Knochen. Letzterer erscheint übrigens, wenigstens bei den bis jetzt untersuchten Vertretern der Gattung Salmo (ALBRECHT), zuerst an dem distalen Ende der Bögen als zellenlose, dem Knorpel aufliegende Rinde und setzt sich von dort rasch distalwärts ohne knorpelige Grundlage weiter fort. Aehnliche Knochenhülsen entstehen darauf aber auch sehr bald rings um die Chorda herum, der elastischen Scheide dicht anliegend. Sie werden abgeschieden von der innersten Lage des perichordalen, skeletoblastischen Bindegewebes, welches ehemals von GOETTE für die Elastica gehalten wurde (Fig. 263, 264). Daß nach den neueren Beobachtungen die Chordascheide selbst mit der Entstehung dieses Knochens

Fig. 264.

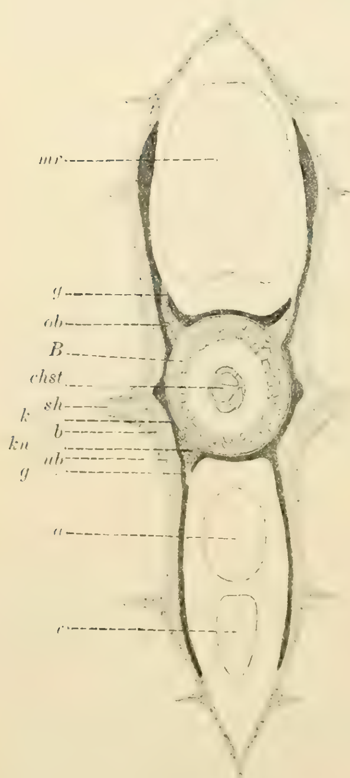


Fig. 265.

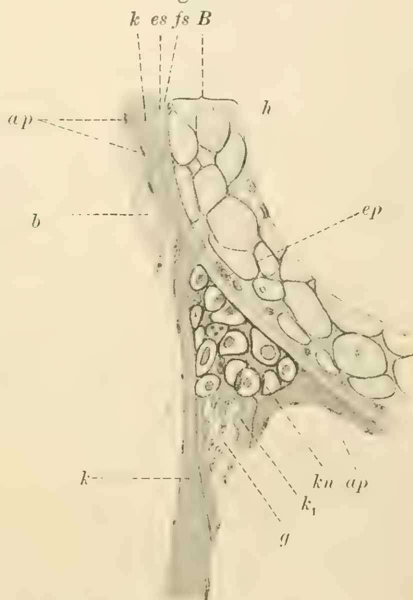


Fig. 264 u. 265. Fig. 264 Querschnitt durch einen Wirbel der vorderen Schwanzregion eines Embryos von Zoarces vivipara v. 3,8 cm Länge. Vergr. 68 mal. Fig. 265 die Basis des linken unteren Bogens (und benachbarte Partieen der Wirbelsäule) der vorigen Abbildung bei 328-maliger Vergr. *ob* obere Bögen. *ub* untere Bögen, zum weitaus größten Teil knöchern (*k*), nur in ihrer Basis sind noch kleine Knorpelpartieen vorhanden (*kn*). *g* Gefäße, welche an der medianen Seite durch den knöchernen Belag der Bogenbasen eindringen und den Knorpel, bevor er noch verkalkt ist, zerstören und durch neugebildeten Knochen (k_1) ersetzen. *ap* äußeres Periost des in Schichten abgelagerten Knochens. *b* skeletoblastisches Bindegewebe. *chstr* centraler Chordastrang (cf. Fig. 258). *h* Chordahöhle. *B* lateraler Chordabelag. *ep* Chordaepithel. *fs* Faserscheide der Chorda. *es* elastische (unter dem Knochen recht undeutliche) Scheide. *sh* Septum horizontale; ihm gegenüber befindet sich ein Auswuchs der Knochenlamelle des Wirbelkörpers, der den Seitengräten in der vorderen Rumpfregion entspricht. *mr* Medullarrohr. *a* Aorta. *v* Vene.

nichts zu thun hat, wurde schon oben erwähnt; es ist dabei aber nicht ausgeschlossen, daß in ihr später nicht hie und da Verkalkungen auftreten können. Ein chordaler knöcherner Wirbelkörper existiert aber jedenfalls nicht.

Die Knochenablagerungen auf der Chordascheide setzen sich stets ununterbrochen auf die Bogenbasen fort (Fig. 263), stehen aber nicht immer in ununterbrochenem Zusammenhang mit dem Knochenbelag des übrigen Bogens, so daß in manchen Fällen der knöcherne Bogen durch eine Knorpelnaht von seiner Basis und dem Wirbelkörper getrennt bleibt. Dieses Verhalten zeigt sich aber nicht bei allen Teleostiern, und auch dort, wo es vorkommt, ist es nur auf die vorderen Rumpfwirbel beschränkt und fehlt am Schwanz (z. B. bei Corregonus, Albrecht).

Sehr beachtenswert ist die Angabe, daß der Knochenbelag auch auf dem Wirbelkörper zunächst nicht einheitlich ist, sondern (bei Corregonus, Albrecht 1902) zunächst am vorderen und hinteren Ende desselben als je ein stärkerer Ring auftritt. Diese beiden Ringe verdünnen sich nach der Mitte des Körpers hin und stehen dort anfangs nicht miteinander in Verbindung. Auch dieser Umstand wäre mit als ein Beweis für die Entstehung des Wirbelkörpers aus zwei ursprünglich voneinander getrennten Elementen anzusehen, worauf weiter unten noch zurückzukommen sein wird.

Nach Vollendung der perichordalen Knochenrinde ist der primäre Wirbelkörper vollständig geworden. Er besitzt in ausgesprochenem Maße die charakteristische Gestalt eines Doppelkegels, dessen Spitze in seiner Mitte liegt, während die beiden offenen Basen angefüllt sind von der Chorda und im besonderen von den oben beschriebenen Chordasepten (Fig. 258 u. 259), d. h. also, er ist amphicöl. Sein Längenwachstum erfolgt überwiegend an seinem kaudalen und kranialen Ende, und dort findet man auch die Osteoblasten in stärkster Ausbildung (Fig. 259).

Jener „primäre“ Wirbelkörper kann nun in späterer Zeit noch mannigfach verändert werden. Daran beteiligt sich vornehmlich das ihn und die Bogenbasen umgebende Bindegewebe, welches neue Skelettmassen liefert. In einfachster Weise kann das so von statten gehen, daß der primäre knöcherne Wirbelkörper durch weitere periostale Knochenablage konzentrisch gleichmäßig wächst. Meistens jedoch tritt die sekundäre Knochenbildung in Form von radiären, zum Teil durch konzentrische Lamellen verbundenen Leisten auf (Goette 1879), deren regelmäßige Anordnung später aber oft gar nicht mehr erkennbar bleibt, so daß der Eindruck einer spongiösen Knochenmasse hervorgerufen wird, deren mit Markräumen vergleichbaren, zahlreichen Lücken mit Bindegewebe und Fettzellen ausgefüllt sind. So ist es z. B. beim Hecht. Bei Cyclopterus lumpus und Chironectes spec. fand Goette zwischen den sekundären Knochenleisten eine knorpelartige Bindesubstanz und bei Monacanthus penicilligerus sogar richtigen Hyalinknorpel, dessen Herkunft bis jetzt noch zweifelhaft ist.

Durch diese Verdickung der Knochensubstanz des primären Wirbelkörpers werden nun die Bogenbasen aber immer mehr in ihn hineingezogen, so daß der fertige Wirbelkörper nicht mehr allein aus der perichordalen Knochenmasse besteht, sondern ansehnliche Teile der Bögen umschließt (sekundärer Wirbelkörper Goette's). Bisweilen bleiben bei diesem Vorgang die Bogenbasen knorpelig und

stellen dann auf dem Querschnitt innerhalb der sie umgebenden schwammigen Knochenmasse ein Knorpelkreuz dar (Esox). Meistens jedoch wird dabei der Bogenbasenknorpel teilweise oder völlig rückgebildet. In der Knochenlamelle nämlich, welche die mediane Seite der knorpeligen Wirbelbogenbasen von vornherein nur in dünner Lage bedeckt, tritt an dieser Stelle eine Oeffnung auf, an deren Entstehung sich wahrscheinlich Blutgefäße beteiligen (Fig. 265*g*). Von hier aus wird dann der Knorpel, ohne daß er vorher verkalkt ist, aufgelöst, und an seiner Stelle beginnt mit Hilfe eingewanderter und als Osteoblasten funktionierender Bindegewebszellen eine Ablagerung neuer Knochensubstanz in Gestalt von unregelmäßigen Balken und Leisten mit dazwischen liegenden Markräumen. Ist dieser Prozeß vollständig beendet, so besteht der gesamte Wirbelkörper durchweg aus Knochen.

Die Teleostier bieten auch in ihrer Wirbelsäule ein gutes Beispiel dafür, daß es nicht möglich ist, immer in bestimmter Weise einen Unterschied zu machen zwischen „knorpelig präformierten“ (primordialen) Knochen und „Bindegewebsknochen“. So werden unter anderem die Knochenleisten, welche an der ventralen Seite des Wirbelkörpers die Aorta umfassen (Fig. 263), ursprünglich wohl niemals mehr als Knorpel angelegt, und doch entsprechen sie sicherlich jenen abgesonderten Teilen der unteren Bögen, den „Hämalfortsätzen“, die noch bei Amia völlig knorpelig waren und es auch dauernd blieben (cf. Fig. 238, 239). Mit anderen Knochenpartieen verhält es sich ebenso; Teile der Bögen, Rippen etc., die bei Ganoiden, ja bei einigen Teleostiern selbst noch knorpelig sind, treten bei anderen von Anbeginn nur als Knochen auf. Sehr wahrscheinlich ist das auch bei jenen Knochenfortsätzen der Fall, die durch ihre Lage sich als Homologa der „kranialen“ Bögen (Interkalarien) der Ganoiden, im besonderen von Amia dokumentieren. Somit besitzt also auch die Wirbelsäule der Teleostier sicherlich Skelettstücke, die nur phylogenetisch knorpelig präformiert sind (Gaupp), ontogenetisch aber direkte Verknöcherungen von Bindegewebszügen darstellen. Hieraus erklären sich übrigens wohl auch die nicht zu verkennenden Uebereinstimmungen, die sich bei der ersten Genese des Knorpels und des Bindegewebsknochens bemerkbar machen, auf die z. B. bei der Skelettentwickelung von Sphenodon (Schauinsland 1900) hingewiesen wurde.

Was die Verbindung der einzelnen Wirbelkörper untereinander betrifft, so fehlen echte intervertebrale Artikulationen den Teleostiern in der Regel gänzlich; ihre gegenseitige Vereinigung wird nur durch Bänder hergestellt. Hierbei spielt nun die Chordascheide dauernd eine sehr bedeutende Rolle. Wir sahen bereits früher, daß dieselbe intervertebral einen sehr starken Wulst bildet, an dem sich nicht nur die Faserscheide, sondern auch die elastische Scheide beteiligt (Fig. 259). Seit Kölliker (1864/65) bezeichnet man den bei erwachsenen Tieren daraus hervorgehenden Bandapparat als inneres Zwischenwirbelband oder Ligamentum intervertebrale internum.

Peripher davon kommt noch ein äußeres Ligament hinzu; dieses wird zunächst zusammengesetzt von dem äußeren Periost, welches sich embryonal an dieser Stelle durch die außerordentlich üppige Entwickelung der osteoblastischen Zellen auszeichnet (vergl. Fig. 259 ap_1), sowie von faserigem Bindegewebe, das ihm von außen anliegt. Letzteres findet sich auch sonst in der Umgebung des Wir-

bels, ist aber intervertebral stark verdichtet und wurde dort von KÖLLIKER als Ligamentum intervertebrale externum bezeichnet. — Außerdem beteiligt sich an ihm aber auch das sog. innere Periost, jene stets zellenfreie Fasermasse (v. EBNER) an der inneren Fläche der Wirbelfacetten, das nach der Spitze des Wirbeltrichters hin immer dünner wird, bis es sich dort endlich ganz verliert. Zwischen den Wirbelenden, unmittelbar medial von der oben erwähnten Osteoblastenschicht, nimmt es jedoch eine beträchtliche Dicke an. v. EBNER nennt es inneres Periostband (Ligamentum periostale internum).

Die Angabe USSOW's bei Gasterosteus, daß beim Beginn der Wirbelkörperanlage eine Abscheidung von Knochensubstanz auch an den zwischen den Wirbeln gelegenen Partieen stattfindet, daß also

Fig. 266.

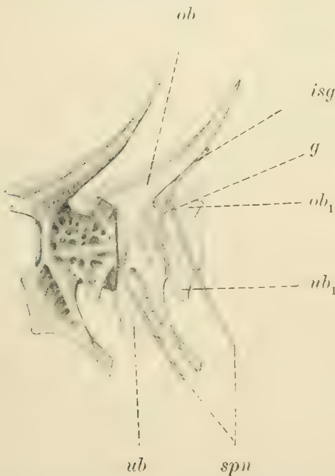


Fig. 266. Zwei Rumpfwirbel vom Dorsch (Gadus morrhua). Vergr. 1,8-mal. *ob*, *ub* obere und untere Bögen. ob_1, ub_1 obere und untere knöcherne, bogenartige Auswüchse (nicht knorpelig präformiert). *isg* intersegmentales Blutgefäß. *spn* Spinalnerv. *g* spinales Ganglion.

Fig. 267.

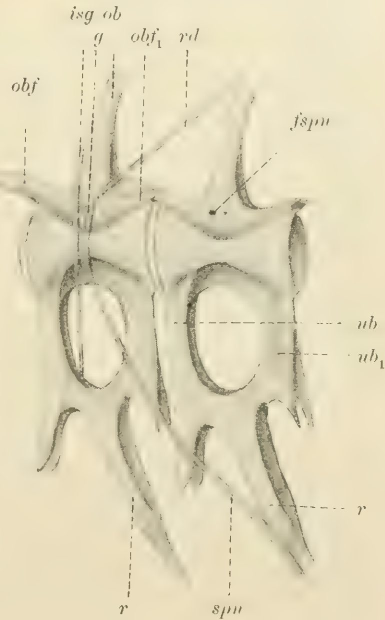


Fig. 267. Zwei Wirbel aus der vorderen Schwanzgegend eines 19 cm langen Thynnus thynnus. Vergr. 4mal. *ob* oberer Bogen. *obf* knöcherne Fortsätze der oberen Bögen, eine gelenkartige Verbindung zwischen den benachbarten Wirbeln herstellend. *ub* und ub_1 vordere und hintere untere (knöcherne) Bögen, deren distales — den Kaudalkanal einschließendes — Ende (*r*) sehr wahrscheinlich den abgegliederten Rippen in der Rumpfregion homolog ist. *isg* Intersegmentalgefäß, der kranialen Seite des oberen Bogens anliegend. *spn* Spinalnerv. *rd* Ramus dorsalis desselben. *fspn* Oeffnung im knöchernen Bogen für den Durchtritt der Spinalnervenwurzeln. *g* Spinalganglion.

anfangs ein einheitlicher Knochenbelag der gesamten Wirbelsäule vorhanden ist, und erst später durch Schwund der intervertebralen Knochenlamellen eine Gliederung in die einzelnen Wirbelkörper erfolge, ist nicht sehr wahrscheinlich und verlangt jedenfalls eine Nachprüfung. Andere Autoren haben niemals etwas derartiges erwähnt, sondern stets die von vornherein gesonderte metamere Anlage des Wirbelkörperknochens betont.

Auch bei den Teleostiern kommt es ebenso wie bei anderen Ichthyopsiden zur nachträglichen Assimilierung der vordersten Wirbel an die Occipitalregion (cf. Gegenbaur 1887).

Bei einigen Familien (Cyprinoiden, Siluroiden, Gymnotiden etc.) erlangen die vier ersten Wirbel Beziehungen zum Gehörorgan und der Schwimmblase, indem Teile von ihnen, im besonderen der Bögen, sich zu einer Reihe schallleitender Knöchelchen (Weber'scher Apparat) umbilden.

Hingewiesen muß auch auf die Veränderungen werden, welche am äußersten Schwanzende bei der Entstehung der heterocerken (bezw. homocerken) Schwanzflosse aus der ursprünglichen diphycerken Form stattfinden, wobei die letzten Wirbelkörper und das sie terminal beschließende stabförmige Skelettstück (Urostyl) sich dorsalwärts emporheben, und die unteren Bögen, die an dieser Stelle als Flossenträger funktionieren, teils Reduktionen, teils Umwandlungen in große „hypurale Knochenstücke (Fig. 270) erfahren (cf. Kölliker 1860, Th. Lotz 1864, A. Agassiz).

Wenden wir uns den spinalen Nerven zu, so finden wir, daß beim Austritt derselben vielfache Modifikationen vorkommen können. Von diesen mögen als die hauptsächlichsten erwähnt werden, daß die Wurzeln entweder kaudal von den oberen Bögen nur durch Bindegewebe hindurchtreten (Fig. 261, 266) oder den Bogenknochen selbst durchbohren (Fig. 267, 268), und zwar in einem für beide Wurzeln gemeinsamen oder auch getrennten Foramen. Es kann aber auch nur allein die ventrale Wurzel den Knochen durchsetzen, während die dorsale sich bereits in dem, zwischen den Bögen vorhandenen Bindegewebe findet.

Wenn, wie auch in dem zuletzt erwähnten Fall, die sensible Nervenwurzel bisweilen nicht nur dorsal, sondern auch noch etwas kaudal von der motorischen liegt, so ist darin noch die letzte Andeutung des, bei den niederen Fischen üblichen Verhaltens zu sehen. Im allgemeinen kann man aber wohl mit Recht sagen, daß, trotzdem die Vereinigung der beiden Wurzeln noch außerhalb der Wirbelsäule erfolgt, dennoch der in der Reihe der Ichthyopsiden sich allmählich vollziehende Entwickelungsprozeß eines gemischten Spinalnerven aus zwei ursprünglich gänzlich in ihrer Lage voneinander getrennten und in ihrer physiologischen Bedeutung verschiedenen Nerven bei den Teleostiern im großen und ganzen beendet ist.

Das intersegmentale Blutgefäß (Schauinsland) befindet sich unmittelbar kranial von dem Austritt der Nervenwurzeln bezw. des aus ihrer Vereinigung entstandenen spinalen Ganglions, und folgt in seinem Verlauf meistens der Ansatzstelle des Myoseptums an der Wirbelsäule. Es überschreitet den Wirbelkörper mehr oder weniger genau in seiner Mitte, und in den Fällen, in welchen bei Embryonen die Basis der Bögen zu einer länglichen Knorpelplatte verbreitert ist, geht es über diese derart hinüber, daß ein größerer Abschnitt derselben noch kaudal von ihm gelegen ist (Fig. 261). Ist jene Platte in ein kraniales und ein kaudales Stück getrennt, was, wie wir oben sahen, bisweilen vorkommen kann, so befindet es sich meistens zwischen diesen beiden Teilen (Schauinsland; Fig. 262). Ebenso grenzt es, wenn an dem Wirbel knöcherne Skelettstücke vorkommen, die man ihrer Lage nach für zweite (der kranialen Sklerotomhälfte entstammende), aber nicht mehr knorpelig präformierte Bogen ansehen

kann, diese von den Hauptbögen des Wirbels ab (Fig. 266, 268 e). In Bezug auf die letzteren verlaufen die Gefäße meistens kaudal und in der Regel ihrem hinteren Rande dicht anliegend (Fig. 261, 262, 266, 268). Bisweilen finden sie sich aber auch an der kranialen Seite derselben, wenigstens in ihren distalen Partieen, so z. B. bei Thynnus thynnus (Fig. 267), Lucioperca sandra, Perca fluviatilis, Pleuronectes platessa, Trachinus draco etc. (Schauinsland). Auf Grund aller dieser Thatsachen und namentlich auch nach einem Vergleich mit den Verhältnissen bei Amia wird man berechtigt sein, den kranial von den Blutgefäßen gelegenen Teil des Wirbels, zu dem fast immer auch die oberen und unteren Bögen gehören, dem kaudalen Abschnitt eines ursprünglichen Sklerotoms gleichzusetzen und die kaudale Wirbelhälfte der kranialen Sklerotompartie. Ein Teleostierwirbel würde demnach aus je einer Hälfte zweier verschiedener Ursegmente entstanden sein und jenen in Fig. 247 (mittlerer Wirbel) abgebildeten Amiawirbel verglichen werden müssen, der aus einem kaudalen und kranialen Wirbel verschmolzen ist (Schauinsland). Den rudimentären Bögen des kranialen Amiawirbels (ob_1 und ub_1) entsprechen dann die kaudalen Partieen der knorpeligen Bogenbasen der Teleostier (Fig. 261, 262) oder die sie ersetzenden, nicht mehr knorpelig vorgebildeten Knochenstücke, die oft eine beträchtliche Größe ererreichen (Fig. 266—268).

In dieser Hinsicht ist namentlich die Wirbelsäule von Fistularia depressa bemerkenswert (Schauinsland 1900), die man bis jetzt allerdings leider nur im erwachsenen Zustand kennt. Trotzdem ist es auch in diesem späten Stadium noch möglich, ziemlich sichere Rückschlüsse auf ihre ursprünglichen Entwickelungsverhältnisse zu machen. Alles deutet darauf hin, daß der definitive Wirbel sich aus je einer Hälfte zweier verschiedener Sklerotome gebildet hat, so daß sein vorderer Abschnitt dem kaudalen, sein hinterer dem kranialen Sklerotomabschnitt entspricht (Fig. 268 a—e).

Fast genau in der Mitte des Wirbels treten die Wurzeln des Spinalnerven zu Tage; dicht daran verläuft das segmentale Blutgefäß, und täuschen diese Kriterien nicht völlig, so hat man an dieser Stelle die Grenzen zweier ursprünglicher Ursegmente zu suchen. Auf diese Zweiteilung des Wirbels deuten auch die doppelten Bögen hin. Die oberen Bögen sind stets in zweifacher Anzahl vorhanden, und aus ihren verschiedenen Größenverhältnissen in den einzelnen Körperregionen kann man auch den verschiedenen Anteil der ehemaligen kaudalen und kranialen Sklerotomabschnitte an dem Aufbau dieser Wirbelteile entnehmen.

Abgesehen von den auf den Schädel folgenden, miteinander verschmolzenen Wirbeln, übertreffen bei den ersten freien Wirbeln die vorderen oberen Bögen etwas die hinteren an Größe (Fig. 268 a); bis zum 20. sind sie ungefähr gleich groß (Fig. 268 b), dann aber überwiegt der hintere immer mehr und mehr (Fig. 268 c), bis er vom 50. Wirbel an fast nur noch allein ausgebildet wird (Fig. 268 d).

Auch doppelte untere Bögen (Basalstümpfe) sind vorhanden, von denen die vorderen die hinteren allerdings stets an Größe übertreffen.

Was jene Fälle anbelangt, in denen, wie oben bereits erwähnt, das Blutgefäß an der kranialen Seite der oberen Bögen verläuft (Fig. 267), so muß es für diese zunächst unentschieden bleiben, ob

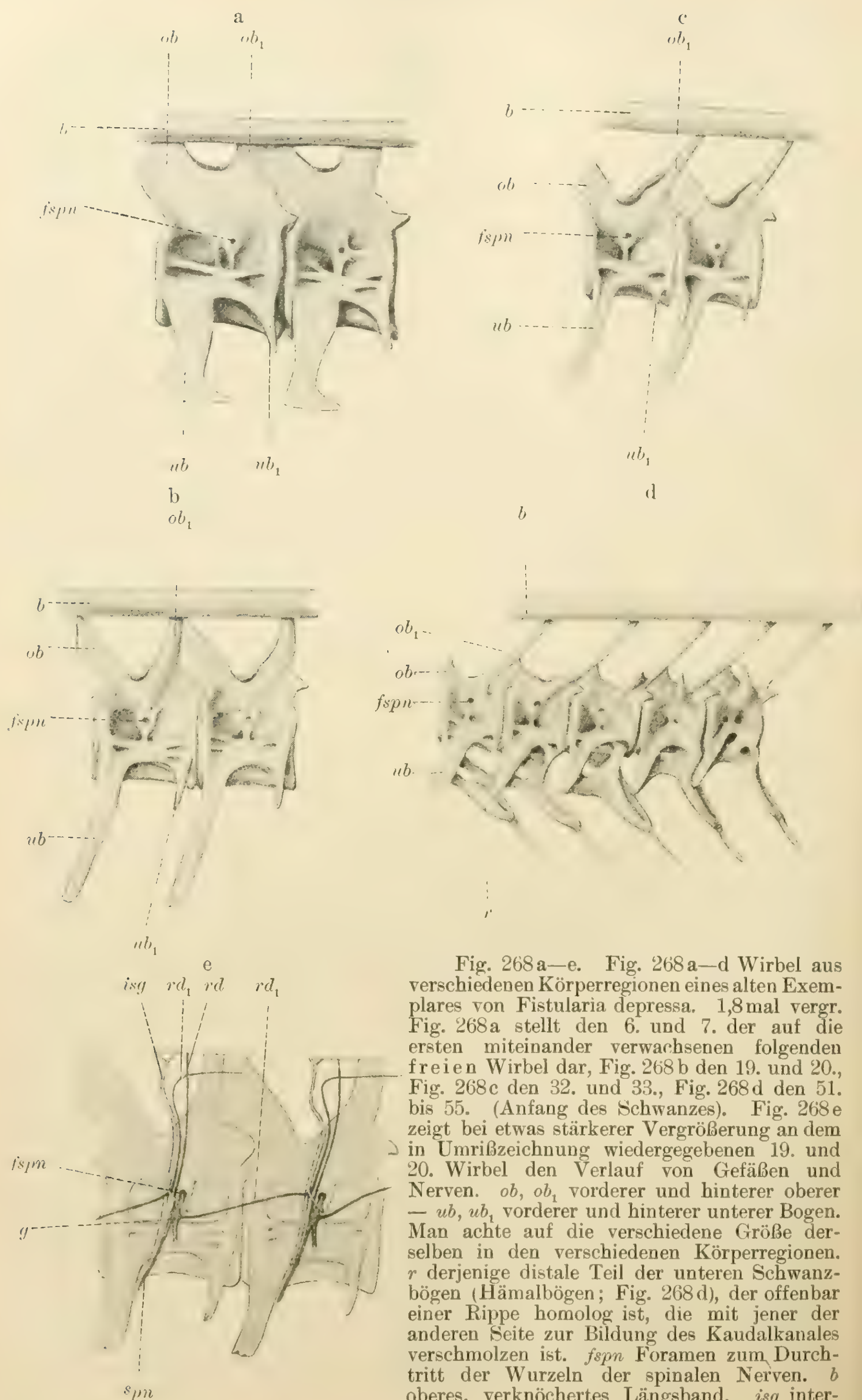


Fig. 268a—e. Fig. 268a—d Wirbel aus verschiedenen Körperregionen eines alten Exemplares von Fistularia depressa. 1,8mal vergr. Fig. 268a stellt den 6. und 7. der auf die ersten miteinander verwachsenen folgenden freien Wirbel dar, Fig. 268b den 19. und 20., Fig. 268c den 32. und 33., Fig. 268d den 51. bis 55. (Anfang des Schwanzes). Fig. 268e zeigt bei etwas stärkerer Vergrößerung an dem in Umrißzeichnung wiedergegebenen 19. und 20. Wirbel den Verlauf von Gefäßen und Nerven. *ob*, ob_1 vorderer und hinterer oberer — *ub*, ub_1 vorderer und hinterer unterer Bogen. Man achte auf die verschiedene Größe derselben in den verschiedenen Körperregionen. *r* derjenige distale Teil der unteren Schwanzbögen (Hämalbögen; Fig. 268d), der offenbar einer Rippe homolog ist, die mit jener der anderen Seite zur Bildung des Kaudalkanales verschmolzen ist. *fspn* Foramen zum Durchtritt der Wurzeln der spinalen Nerven. *b* oberes, verknöchertes Längsband. *isg* inter-

segmentales Blutgefäß. *spn* Spinalnerv. *fspn* Foramen, durch das derselbe aus dem Wirbel austritt. *g* Ganglion. *rd* und rd_1 zwei dorsale Aeste des Spinalnerven, von denen der letztere sich zum nächstfolgenden kaudalen Wirbel wendet und nach Ueberschreitung des zu diesem gehörigen intersegmentalen Gefäßes dicht neben dem ersten Ramus dorsalis verläuft.

der obere Bogen dort wirklich zum kranialen Sklerotomabschnitt gehört, oder ob eine Verschiebung des Gefäßes stattgefunden hat.

Es soll im übrigen durchaus nicht behauptet werden, daß die Wirbelbildung bei allen Teleostiern immer in der gleichen Weise durch eine Verschmelzung zweier benachbarter, zu verschiedenen Ursegmenten gehörigen Sklerotomhälften entstanden sei. Im Gegenteil, es läßt sich wohl annehmen, daß ebenso wie bei Amia auch andere Kombinationen dabei stattgefunden haben. So ist z. B. bei den Formen, bei welchen an den Rumpfwirbeln die Knochenplatten der oberen Bögen gesondert von denen der Wirbelkörpel angelegt werden, so daß auch später dauernd eine trennende Knorpelnaht zwischen Bogen und Körper sich befindet, an die Möglichkeit zu denken, daß auch bei ihnen diese Wirbel ebenso entstehen wie die Rumpfwirbel von Amia (Fig. 250), d. h. aus den beiden Hälften ein und desselben Sklerotoms, unter Reduktion des kaudalen Abschnittes, wobei der kaudale Bogen gezwungen wird, auf den kranialen teilweise heraufzurücken, von ihm aber auch stets durch eine Naht getrennt bleibt.

Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß sich im Schwanz mancher Teleostier Wirbel finden, mit völlig gleichmäßig ausgebildeten doppelten oberen (Fig. 269) oder auch oberen und unteren Bögen

Fig. 269. Fig. 270.

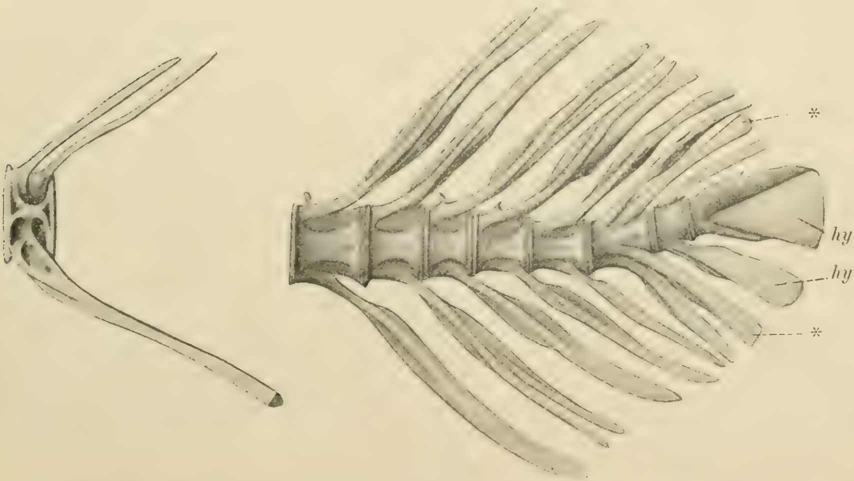


Fig. 269. Einer der letzten Schwanzwirbel von Barbus fluviatilis (1,6 mal vergrößert), nach LOTZ; man beachte die oberen doppelten Bögen.

Fig. 270. Das Ende der Schwanzwirbelsäule eines jungen Dorsches (Gadus morrhua), etwa 3,3 mal vergrößert. Die distalen Enden der oberen Bögen sind fast alle doppelt, und bei einigen der unteren Bögen ist dasselbe der Fall. Der mit * versehene Wirbel hat sowohl obere als auch untere, bis an die Basis geteilte Bögen, in denen sich noch Knorpel nachweisen ließ. *hy* die zu breiten Knochenplatten (hypurale Knochen) verbreiterten unteren Bögen der letzten Wirbel.

(z. B. beim Dorsch Fig. 270), deren knorpelige Anlage sich bisweilen sogar noch nachweisen läßt. Diese Wirbel lassen sich entweder so deuten, daß sie auch nur zwei Sklerotomhälften entsprechen, wobei aber die zu jeder Hälfte gehörigen Bögen sich ausnahmsweise gleichmäßig ausgebildet haben, oder daß sie, was wahrscheinlicher ist, aus der nachträglichen Verschmelzung zweier vollständiger Wirbel entstanden, also mindestens drei, vielleicht auch vier Sklerotomhälften gleichwertig sind. Es läge in diesen Fällen also wirkliche (sekundäre) Diplospondylie vor (Schauinsland).

Rippen und untere Schwanzbögen. Bei den Teleostiern kommen zunächst Rippen vor, die sich in nichts von den Rippen der Knorpelganoiden unterscheiden. Sie sind also Teile der unteren Bögen. Diese zerfallen in einen proximalen, mehr oder weniger langen, an der Basis meist verbreiterten Abschnitt, den Basalstumpf (Parapophysis Gegenbaur, Querfortsatz) und einen langen distalen, in dem Transversalseptum liegenden Teil, die eigenliche Rippe. In Bezug auf die Muskulatur sind sie als untere Rippen anzusprechen (man vergleiche das bei den Elasmobranchiern darüber Mitgeteilte) und stimmen auch darin mit den unteren Rippen der Ganoiden und Dipneusten überein.

Außer diesen echten wahren Fischrippen oder Pleuralbögen (Goette) finden sich aber gleichzeitig damit auch bei den Knochenfischen, wenn auch nicht regelmäßig, Andeutungen von oberen Rippen, die wie bei den Selachiern und Knochenganoiden der dorsalen Seite des horizontalen Septums angelagert sind, im übrigen aber ebenfalls im transversalen Septum verlaufen. Es sind Knorpelstücke — zuerst von Bruch (1862) als Cartilagines intermusculares beschrieben — die mit den basalen Teilen der unteren Bögen ebenfalls zusammenhängen, wenn auch nur durch Bindegewebe. Bis jetzt ist ihr Vorkommen vornehmlich bei den Salmoniden und Clupeiden nachgewiesen, und zwar nicht nur im Bereiche des Rumpfes, sondern auch im Anfangsteil des Schwanzes.

Diesen unteren und oberen Rippen, in denen fast stets noch Knorpel nachzuweisen ist, die also bestimmt dem primordialen Skelett angehören, stellt man in der Regel die „Fleischgräten“ gegenüber, welche ebenfalls im transversalen Septum verlaufen, aber gleich von der ersten Anlage an knöchern sind und daher seit Johannes Müller als Sehnenverknöcherungen angesehen werden.

Nach ihrer Lage zur Muskulatur lassen sich drei verschiedene Arten dieser Gräten unterscheiden. Die ersten, die „schiefen Rückengräten“, durchsetzen schräg den dorsalen Teil der Seitenmuskulatur und liegen also oberhalb des horizontalen Septums; die anderen, die „schiefen Bauchgräten“, ziehen unterhalb von diesem durch die ventrale Seitenmuskulatur, und endlich sind die „Seitengräten“ der Dorsalseite des Horizontalseptums angefügt.

Letztere sind damit gleichzeitig den dorsalen Transversalsepten eingelagert, d. h. sie liegen ebenso wie die oberen Rippen, die sie auch funktionell vertreten. Da sie aber, wie oben erwähnt, von Anfang an rein knöchern sind und auch da, wo sie mit Resten knorpeliger oberer Rippen zusammentreffen, selbständig bleiben, trennt man sie bis jetzt immer noch scharf von jenen. Beide Skelettteile stehen nach dieser Ansicht gewissermaßen in Konkurrenz miteinander, so daß das

Auftreten der Seitengräten die knorpeligen oberen Rippen zum Schwunde bringt (GÖPPERT 1895).

Ob diese Annahme (gegen die sich namentlich EIMER [1901] erklärt) sich dauernd wird aufrecht erhalten lassen, ist eine Frage der Zukunft. Eine Schwierigkeit bereitet jetzt schon die Seitengräte von Monacanthus, in der Knorpel nachweisbar ist; man sah sich daher gezwungen (GOETTE 1879, GÖPPERT 1895), sie nicht den Seitengräten der übrigen Fische gleichzustellen, sondern sie oberen Rippen zu homologisieren. (Untere, abgegliederte Rippen fehlen übrigens Monacanthus.)

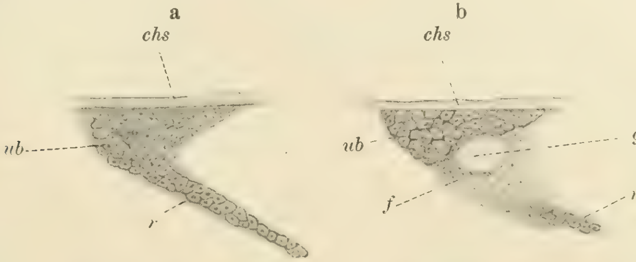


Fig. 271 a und b. Die Rippenanlage bei zwei unteren Bögen aus der hinteren Rumpfregion von 2—3 cm langen Lachsen (Salmo salar) nach GOETTE. Die unteren Bögen sind ganz im Profil gesehen. Fig. 271 a. *chs* Chordascheide. *ub* Basis des unteren Bogens (Basalstumpf). *r* Rippenanlage, ganz knorpelig und im Zusammenhang mit der Bogenbasis. Fig. 271 b Anlage einer der letzten Rippen des Rumpfes. *r* Rippen in „weicher" Anlage, mit der Bogenbasis nur durch einen Bindegewebsstrang (*f*) verbunden. Man beachte auch die starke kaudale Ausbreitung des unteren Bogens, über die das Gefäß (*g*) hinüberzieht.

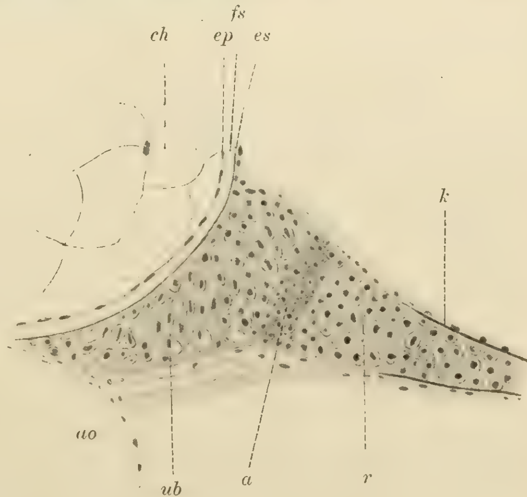


Fig. 272. Querschnitt durch die Rippenanlage eines 24 mm langen Salmo fario. Vergr. 232 mal. Nach GÖPPERT. *ub* Basis des unteren Bogens (Basalstumpf). *r* distales Ende des unteren Bogens — Rippe. Der einheitliche Zusammenhang des Basalstumpfes mit der Rippe ist ersichtlich. Die spätere Abgliederungsstelle (*a*) markiert sich nur durch geringere Entwickelung der Knorpelgrundsubstanz. *k* Knochenbelag der Rippe. *ch* Chorda. *ep* Chordaepithel. *fs* Faserschicht der Chordascheide. *es* elastische Scheide. *ao* Aorta.

In den Angaben über die Entwickelung der Rippen folgen wir den Untersuchungen GÖPPERT's (1895), dem wir die Hauptarbeit über diesen Gegenstand verdanken. Bei Lachsembryonen (Salmo salar) von etwa 50 Tagen besteht die Anlage der unteren Rippe aus einem dünnen Zellenstrang, der den medialen Rand des transversalen Myoseptums einnimmt und kontinuierlich in die Basis des unteren Bogens — den Basalstumpf — übergeht. Bei 55-tägigen Embryonen erscheinen die Zellstränge zwar umfangreicher, aber hyaline Grund-

substanz fehlt ihnen noch gänzlich, während sie bei den Basalstümpfen schon in reichlicher Menge vorhanden ist.

Dieses Entwickelungsstadium kannte übrigens auch schon GOETTE (1879), der die erste Anlage der unteren Rippen auch als einen dichten zellenreichen Gewebsstrang beschreibt, welcher, vom Ende der knorpeligen Bogenbasis ausgehend, schräg rückwärts und abwärts zieht (Fig. 271).

In dem nächst älteren Stadium — bei Salmo fario von 1,5 cm Länge beobachtet — ist in der mit dem Basalstumpf ebenfalls ohne Unterbrechung zusammenhängenden Rippenanlage bereits hyaline Grundsubstanz aufgetreten, aber nicht in direkter Fortsetzung des Knorpels der Bogenbasis. Von diesem ist der betreffende Teil der Rippenanlage vielmehr getrennt durch einen schmalen Bezirk ohne hyaline Intercellularmasse, der also noch dieselbe Beschaffenheit aufweist, in der

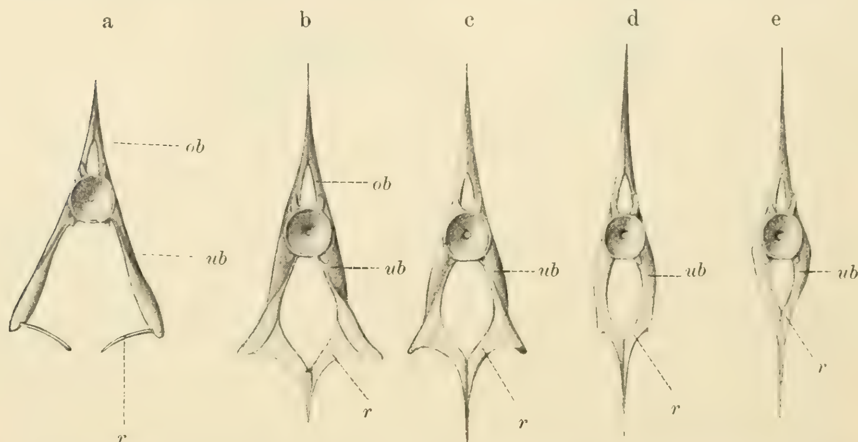


Fig. 273a—e. Fünf von vorne nach hinten aufeinander folgende Wirbel von Gadus aeglefinus bei 1,6-maliger Vergrößerung. Die Wirbel sind so gezeichnet, daß man genau von der kaudalen Seite auf sie heraufsieht. Fig. 273a ist der letzte Rumpfwirbel. Fig. 273b—e sind die ersten Schwanzwirbel. *ob* oberer Bogen. *ub* unterer Bogen (Basalstumpf). *r* Rippen — in Fig. 273a und hier auch vom Basalstumpf abgetrennt — oder die ihnen wahrscheinlich entsprechenden Stücke in den geschlossenen Hämalbögen des Schwanzes.

sich die Anlage im vorhergehenden Stadium befand. Diese schmale Zone entspricht der späteren Abgliederungsstelle der Rippe von dem Basalstumpf.

In durchweg hyalinknorpeligem Zustand trifft man die gesamte Basalstumpf-Rippenanlage bei Forellen von 2,4 cm Länge (Fig. 272). Auch im Bereich der späteren Grenze zwischen Rippe und Basalstumpf findet sich im Gegensatz zu früher nunmehr hyaline Grundsubstanz, die dorsal in die der Bogenbasis, ventral in die der Rippe übergeht. Letztere besteht in ihrem größten Teil aus einer einfachen Reihe von Knorpelzellen und wird bereits von einer dünnen Knochenlamelle ebenso wie der Basalstumpf überzogen; letztere fehlt jedoch an der Stelle der späteren Abgliederungszone. Im Vergleich zu ihrem ersten Auftreten hat sie bedeutend an Länge zugenommen und umfaßt einen großen Teil der Leibeshöhle (Fig. 261).

An den am hintersten Ende des Rumpfes gelegenen unteren Rippen, die rudimentär erscheinen, besteht die Abweichung, daß sie nicht

unmittelbar, sondern nur durch Bindegewebe mit den zugehörigen, zur Umschließung der Kaudalgefäße verlängerten Basalstümpfen in Verbindung stehen. GOETTE konnte jedoch nachweisen, daß auch hier ursprünglich diese beiden Bogenelemente zusammenhängen, daß sich aber das zwischen ihnen befindliche weiche Gewebe der ersten Anlage früh in „Bandmasse" umwandelt.

Der erste Beginn einer wirklichen Trennung zwischen Basalstumpf und Rippe findet sich bei 5 cm langen Forellen. Der an der künftigen Abtrennungsstelle befindliche und mit den beiden später gesonderten Stücken immer noch in kontinuierlichem Zusammenhang stehende Knorpel trübt sich, die ihm benachbarten Zellen flachen sich ab, und von der Peripherie her dringt in diese Region Knochengewebe ein, so daß schließlich eine knöcherne Lamelle zwischen Trennungszone und Basalstumpf einerseits, dieser und Rippe andererseits sich befindet. Endlich bildet sich der dazwischen liegende Knorpel durch faserigen Zerfall seiner Intercellularsubstanz zu Fibrillen um, und von nun an sind Rippe und Basis des unteren Bogens nur noch vermittelst eines Ligamentes miteinander verbunden.

Die auf die oben mitgeteilten Thatsachen sich stützende Behauptung GÖPPERT's, daß untere Rippen und die Basen der unteren Bögen ursprünglich eine Einheit bilden, und daß auch phylogenetisch die Rippen wahrscheinlich als Auswüchse der Basalstümpfe entstanden sind, stimmt zum größten Teil überein mit dem bereits vor ihm von AUGUST MÜLLER (1853) und GOETTE (1879) hierüber ausgesprochenen Ansichten. Auch SCHEEL (1893) und USSOW (1902) bestätigen sie, während GRASSI (1883) einen solchen Zusammenhang leugnet. Von letzterem Autor ist noch die Beobachtung erwähnenswert, daß die knorpelige Anlage der Teleostierrippe bisweilen unterbrochen ist, so daß die Rippe aus mehreren diskreten Knorpelstücken besteht, die erst durch die sie alle gleichmäßig umschließende Knochenlamelle zu einem Ganzen vereinigt werden. Auf dieselbe Erscheinung wurde bereits bei den Elasmobranchiern (Fig. 217, 218) hingewiesen. Auch an oberen und unteren Schwanzbögen kann ein ähnliches Vorkommen hin und wieder beobachtet werden (Fig. 262; SCHAUINSLAND).

Was die Entwickelung der oberen Rippe der Knochenfische anbelangt, so verhält sich ihre erste Anlage bei der Forelle ganz ebenso wie die der unteren Rippe. Sie unterscheidet sich von ihr nur dadurch, daß sie mit dem Basalstumpf nicht direkt, sondern nur durch ein Ligament in Verbindung steht, das aber genau die gleiche Lage hat wie die Rippe selbst, d. h. also im ventralen Rande des dorsalen Transversalseptums. Die Anlage der Rippe ist übrigens größer als ihr ausgebildeter Zustand; im Laufe der Ontogenese findet eine Verkürzung statt, und dadurch, wie auch durch den Mangel einer direkten Verbindung mit der Wirbelsäule stellt sich die obere Rippe der Teleostier als eine rudimentäre Bildung dar (GÖPPERT).

Ueberschauen wir das über die Rippen Mitgeteilte nochmals, so dürfte es sich herausstellen, daß wir im Recht sind, sowohl untere als auch obere Rippen als Fortsätze der Basen der unteren Bögen anzusehen. Die Knorpelmasse der letzteren hat offenbar die Fähigkeit nach verschiedenen Richtungen hin auszuwachsen, ja sogar unter Umständen in ventral-dorsaler Richtung hin in getrennte Teile zu zerfallen (man vergleiche damit unter anderem die „Hämalfortsätze" der Elasmobranchier und Ganoiden), wobei sie beeinflußt wird von

den Funktionen, die ihr durch die Stammesmuskulatur zugewiesen sind. Verschiedenheiten in der Ausbildung und Anordnung der letzteren werden es erklärlich machen, warum wir in dem einen Falle untere und obere Rippen vorfinden, während in dem anderen die eine oder die andere Kategorie derselben gänzlich vermißt oder nur rudimentär angetroffen wird.

Gleichzeitig dürfte es sich daraus aber auch ergeben, daß untere und obere Rippen nicht in zu schroffen Gegensatz zu einander gestellt werden sollten. Finden wir doch in einzelnen Fällen (bei Gasterosteus und Hippocampus nach Ussow 1900), daß die unteren Bögen in ihrem Verlauf vom Schwanze nach dem Kopf hin, offenbar ebenfalls in Abhängigkeit von der Muskulatur, dorsalwärts immer mehr, bis zu den Basen der oberen Bögen, emporsteigen und damit sowohl zur Bildung von unteren als auch von oberen Rippen Veranlassung geben können.

Endlich ist noch über einen Streitpunkt zu berichten, der bereits seit langer Zeit zu vielen und lebhaften Auseinandersetzungen geführt hat, dessen Erörterung allerdings hauptsächlich Aufgabe der vergleichenden Anatomie ist. Es handelt sich um das Verhältnis der Rippen bezw. der Basalstümpfe zu den geschlossenen unteren Schwanzbögen (Hämalbögen). Mit Gegenbaur (1867, 1876) kann man annehmen, daß in der Reihe der Fische eine Verkürzung im Bereich der Leibeshöhle eingetreten ist, so daß infolgedessen Wirbel, welche ursprünglich der Rumpfregion angehörten, zu Schwanzwirbeln wurden. Hierbei mußten jedenfalls auch die an jenen Wirbeln sitzenden Rippen beeinflußt werden. Bei den Ganoiden erwähnten wir bereits, daß sich ihre unteren Rippen an der Grenze zwischen Rumpf und Schwanz einfach zusammenschließen und auf diese Art die kaudalen Bögen bilden. Bei den Dipneusten liegen die Verhältnisse ebenso, und Balfour und Parker nehmen eine gleiche Entstehung der unteren Schwanzbögen aus Rippen (und zwar oberen Rippen) auch für die Selachier an, womit allerdings Goette nicht übereinstimmt.

Bei den Knochenfischen sollen nach Joh. Müller, Stannius, Gegenbaur und Grassi dagegen die unteren Schwanzbögen nur den Basen der unteren Rumpfbögen, den Basalstümpfen (Pleurapophysen) verglichen werden dürfen. Diese allein verlängerten sich und schlössen sich zu den Hämalbögen zusammen ohne Beteiligung der eigentlichen Rippen, (die bisweilen noch im Anfang des Schwanzes als seitliche Anhänge solcher Bögen vorkommen). Ohne Zweifel findet das auch wirklich in sehr vielen Fällen statt.

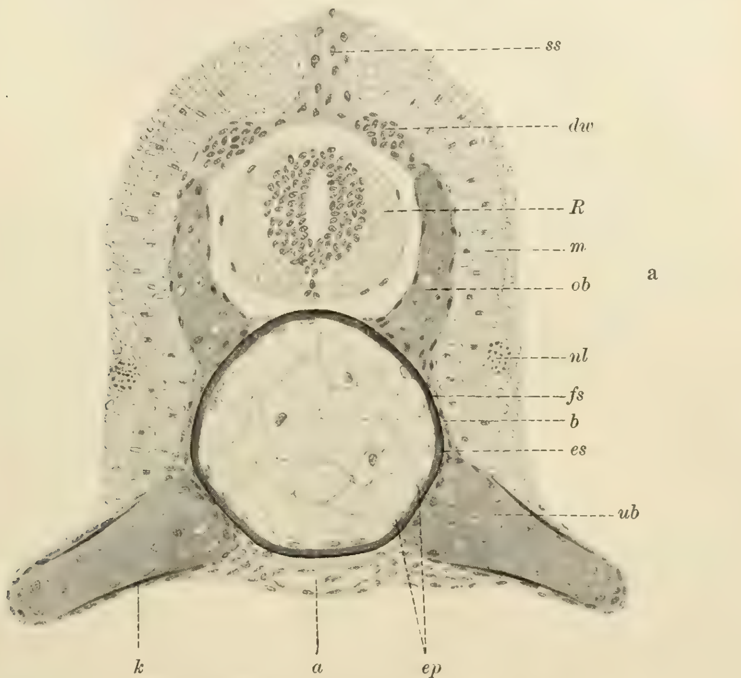
Andererseits wird diese Annahme aber heftig bestritten von Goette, der die bereits von August Müller ausgesprochene Anschauung vertritt, daß die ventralen Schwanzbögen den Basen der unteren Rumpfbögen und den unteren Rippen gleich seien.

Bei einer ganzen Reihe von Fischen wird sicherlich auch keine andere Erklärung wie die zuletzt erwähnte möglich sein z. B. bei Hippocampus (Ussow), Fistularia etc. (Fig. 267, 268, 273), und wir kommen daher (mit Ussow) zu dem Schluß, daß beide Parteien im Recht sind, und daß sich bei den Knochenfischen Belege für jede der beiden Meinungen finden lassen, was eigentlich selbstverständlich ist, wenn man, abgesehen von der vorhandenen oder fehlenden Abgliederung, an der Identität zwischen unteren Bögen und Rippen festhält.

Dipneusten.

Wichtigste Litteratur: GEGENBAUR 1867; RETZIUS 1881; HASSE 1883 und 1892; LWOFF 1887; KLAATSCH 1893; GADOW und ABBOTT 1895, sowie die monographischen Bearbeitungen der einzelnen Dipneusten.

Durch die Arbeiten von OWEN, HYRTL, PETERS, GEGENBAUR, GÜNTHER, WIEDERSHEIM u. A. wissen wir, daß die Wirbelsäule der erwachsenen Dipneusten aus oberen und unteren Bögen besteht, die der dicken, teils faserigen, teils knorpelartigen Scheide der dauernd persistierenden Chorda mit breiter Basis aufsitzen und sich nicht mit-



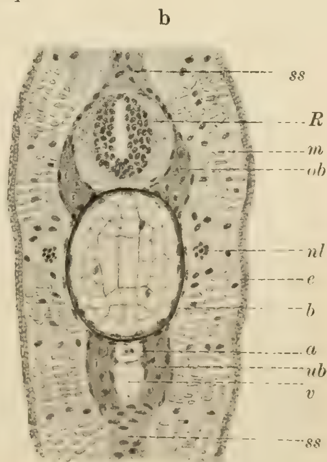


Fig. 274a und b. Zwei Querschnitte durch einen 60 Tage alten, etwa 14 mm langen Ceratodus bei 76-maliger Vergr. Fig. 274a stellt einen Schnitt unmittelbar hinter dem Schädel, Fig. 274b einen solchen durch den mittleren Schwanz dar. *es* elastische Schicht — *fs* Faserschicht der Chordascheide. *ob* obere, *ub* untere Bögen. Da die vordersten Wirbel später mit dem Occipitalteil des Schädels verschmelzen, so wird der untere Bogen der Fig. 274a beim erwachsenen Tier eine der „Kopfrippen" bilden. *ss* Septum sagittale. Der noch nicht verknorpelte membranöse Teil der oberen und unteren Bögen geht unmittelbar in dieses Septum über. *b* Bindegewebe der skeletoblastischen Schicht, das weder durch Knorpel noch durch Knochen ersetzt wird und dauernd als Teil der membranösen Wirbelsäule obere und untere Bögen seitlich der Chordascheide miteinander verbindet. *R* Rückenmark. *nl* Seitennerv. *m* Muskeln. *a* Aorta. *v* Vene. *ep* Epidermis. *k* Knochenscherbe auf dem unteren Bogen (Fig. 274a). *nl* Nervus lateralis. *dw* Ganglion der dorsalen Nervenwurzel.

einander zu einer die Chorda umgebenden Schicht vereinigen. Eine Andeutung von gesonderten, einzelnen Wirbelkörpern ist nicht vorhanden. GEGENBAUR (1867) erkannte auch bereits sehr gut die auffallende Aehnlichkeit, die hierin zwischen den Dipneusten und den Chimären besteht, und unterschied an der Chordascheide richtig zu äußerst eine elastische Membran, auf die medialwärts eine dicke „faserknorpelige“ Scheide folgt, der wiederum als innerster Abschnitt eine feine, schwer von ihr trennbare elastische Membran angeschlossen ist.

Die embryonale Entwickelung der Wirbelsäule und ihr Zustand bei einigermaßen jungen Tieren ist bis jetzt noch nicht beobachtet worden. Nur von Ceratodus wurden neuerdings (SCHAUINSLAND)

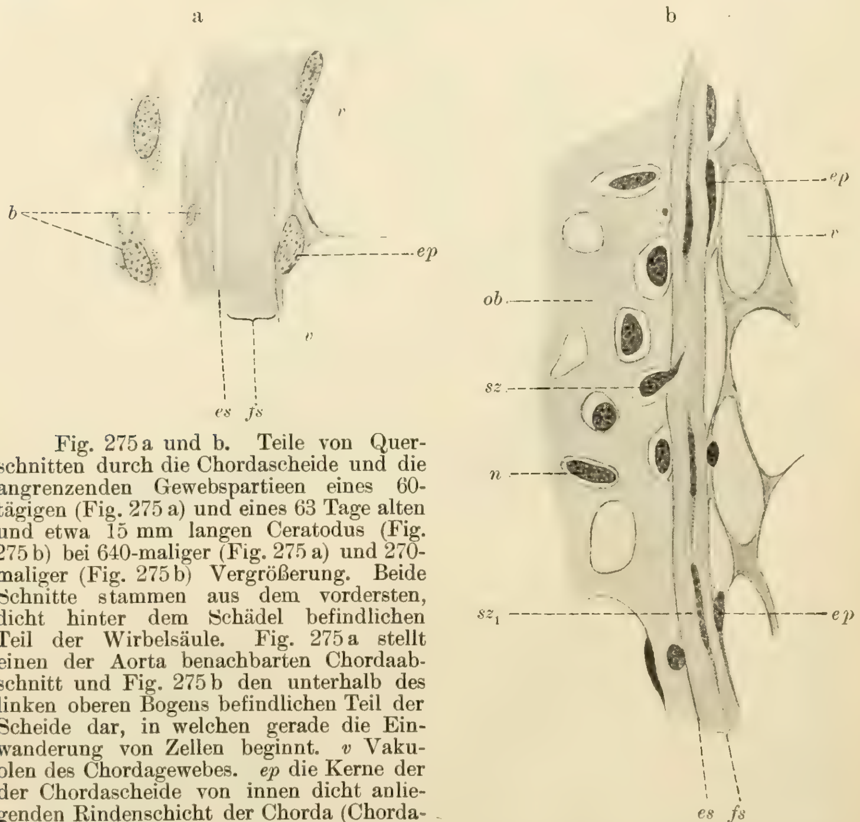


Fig. 275 a und b. Teile von Querschnitten durch die Chordascheide und die angrenzenden Gewebspartieen eines 60-tägigen (Fig. 275 a) und eines 63 Tage alten und etwa 15 mm langen Ceratodus (Fig. 275 b) bei 640-maliger (Fig. 275 a) und 270-maliger (Fig. 275 b) Vergrößerung. Beide Schnitte stammen aus dem vordersten, dicht hinter dem Schädel befindlichen Teil der Wirbelsäule. Fig. 275 a stellt einen der Aorta benachbarten Chordaabschnitt und Fig. 275 b den unterhalb des linken oberen Bogens befindlichen Teil der Scheide dar, in welchen gerade die Einwanderung von Zellen beginnt. *v* Vakuolen des Chordagewebes. *ep* die Kerne der der Chordascheide von innen dicht anliegenden Rindenschicht der Chorda (Chordaepithel). *b* perichordales Bindegewebe. *ob* die Basis des linken oberen Knorpelbogens. *n* die Knorpelzellen bezw. die Kerne derselben. *es* elastische Scheide in Fig. 275 a sehr dick, in Fig. 275 b unterhalb des knorpeligen Bogens jedoch nur dünn. *fs* Faserscheide; die konzentrische Streifung derselben ist in Wirklichkeit viel feiner. *sz* eine Knorpelzelle des oberen Bogens, die im Begriffe ist, durch die elastische Scheide hindurch auszuwandern und zur „Scheidenzelle“ zu werden. sz_1 bereits eingewanderte Scheidenzellen; sie liegen fast in der Mitte der Faserscheide innerhalb eines äußerst feinen Spaltraumes, der jedoch nur dort deutlich ist, wo bereits Zellen in der Scheide vorhanden sind, was hier erst unterhalb der oberen Bögen der Fall war. Die Kerne der Zellen sind sehr plattgedrückt und von einer geringen Masse Protoplasmas umgeben, das sich auch noch eine Strecke weit in den eben erwähnten Spalt hinein erstreckt.

14—15 mm lange und 60—63 Tage alte Exemplare daraufhin untersucht. An den kleineren derselben war die Chordascheide noch zellenlos (Fig. 274 und 275 a) und ließ die bekannte, äußere, dünne, elastische und die innere, dicke, faserige Schicht unterscheiden, so daß man diesen Zustand wohl als ihr Cyclostomenstadium bezeichnen kann.

An wenig älteren Exemplaren war gerade der Moment der Einwanderung der Scheidenzellen durch die Elastica hindurch, die unterhalb der Bögen sich durch ihre sehr geringe Dicke auszeichnete, zu verfolgen, allerdings nur in den vordersten Rumpfsegmenten, während in den dahinter gelegenen noch nichts davon zu bemerken war. Der Vorgang selbst vollzieht sich auf ganz ähnliche Weise wie bei den Holocephalen oder Squaliden. Die Kerne, umgeben von einer sehr geringen Protoplasmamenge, dringen von der Basis des knorpeligen Bogens aus in die Faserscheide bis etwa in ihre Mitte ein; dort liegen sie innerhalb eines feinsten Spaltraumes, wobei sie eine dünne stabförmige Gestalt annehmen, während sich das Protoplasma an ihren beiden Enden ansammelt, so daß die ganze Zelle die Form einer äußerst gestreckten Spindel erhält (Fig. 275 b). Die Menge der anfangs nur in geringer Zahl vorhandenen Scheidenzellen nimmt später beträchtlich zu, so daß sie dann in mehreren mehr oder weniger konzentrisch angeordnete Reihen in der Faserscheide verteilt sind (Fig. 276).

Daß eine Einwanderung von Knorpelzellen aus den Bögen stattfindet, hatten übrigens bereits Lwoff (1887) und namentlich Klaatsch (1893) aus dem Studium älterer Individuen von Protopterus und Ceratodus richtig geschlossen. Ersterer nahm allerdings in Uebereinstimmung mit seinen sonstigen Anschauungen über die Entstehung der Chordascheiden an, daß diese nicht von der Chorda, sondern von dem perichordalen Gewebe geliefert werden, und daß namentlich die Faserscheide mit ihren Fibrillen erst aus den durch die Elastica eindringenden Zellen sich entwickele, was jedenfalls nicht den wirklichen Verhältnisseu entspricht.

Dasselbe ist auch von der ursprünglichen Meinung Hasse's (1883), nach der die Zellen der Faserschicht in die Scheide eingewanderte Chordaepithelzellen, und ein Teil ihrer Fibrillen radiale Fortsätze eben dieser Zellen sein sollten, zu sagen. Kam er später (1893) dann auch zur richtigen Erkenntnis von der Abstammung der Scheidenzellen, so gelang es ihm doch nicht, ein fehlerfreies Bild von der Chordascheide zu entwerfen und eine richtige Bezeichnung und Vergleichung derselben durchzuführen.

Gerade diese beiden letzten Punkte sind es ja überhaupt, die das Studium und die Erörterung der Litteratur über die Chordascheiden so außerordentlich erschweren, und es ohne eigene Anschauungen fast unmöglich machen, sich eine klare Vorstellung aus dem Wirrwarr der verschiedenen, sich widersprechenden Meinungen zu machen. Eine nähere Erörterung mag aber auch hier unter Hinweis auf die Originalarbeiten als zu weitführend unterbleiben.

Nachdem die Chordascheide zellhaltig geworden ist, ist sie völlig vergleichbar der Scheide der Selachier, im besonderen aber der Holocephalen. Sie ähnelt der letzteren auch darin, daß die Zellen völlig gleichmäßig verteilt sind, und daß man niemals vertebrale und intervertebrale Partieen unterscheiden kann. Es kommt eben nicht zur Bildung „chordaler“ Wirbelkörper wie bei den Squaliden, und

selbst solche Verkalkungen, wie sie die Chimären, oder Differenzierungen in Außen- und Innenzone, wie sie in einfachster Form schon Callorhynchus aufweist, kommen bei den Dipneusten nicht zur Beobachtung. Dagegen nimmt das Gewebe ihrer Chordascheide durchweg den Charakter eines Faserknorpels an.

Die innerste, dem Chordaepithel dicht anliegende Partie der Faserscheide (Fig. 276 fs_1) bleibt dauernd zellenfrei und soll auch elastische Fasern enthalten. Hasse (1893) sieht in ihr eine besondere, von der zellhaltigen Partie — seiner Intercuticularschicht

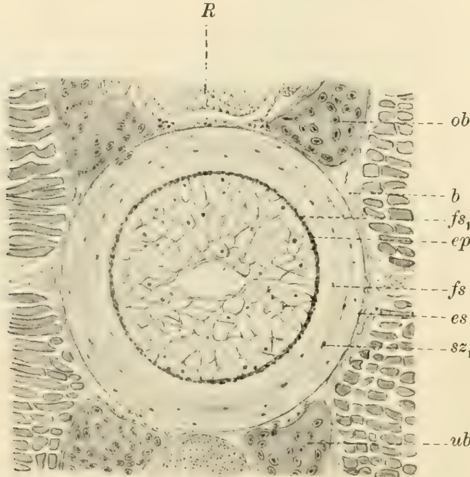


Fig. 276. Querschnitt durch den Schwanz eines $13^1/_2$ cm langen Protopterus nach C. Hasse. *es* elastische Chordascheide (Cuticula sceleti Hasse). *fs* Faserschicht der Chordascheide, in der sich in konzentrischen Reihen angeordnet die Scheidenzellen (sz_1) vorfinden (Intercuticularschicht Hasse's). fs_1 innerste, von Zellen freie Zone der Faserscheide (Cuticula chordae Hasse's). (Die Führungslinie ist etwas zu lang gezeichnet.) *b* perichordales Bindegewebe der skeletoblastischen Schicht (skeletogene Scheide Hasse's). *ep* „Chordaepithel". *ob* obere, *ub* untere Bögen. *R* Rückenmark.

— durch einen feinen Grenzsaum getrennte Schicht und nennt sie Cuticula chordae (= Elastica interna der Autoren). In Wirklichkeit ist sie, wie gesagt, wohl nur ein etwas differenter Abschnitt der Faserscheide selbst und entspricht somit vollständig dem gleichen Gebilde bei den Elasmobranchiern.

Eine Segmentierung des Achsenskelettes wird vornehmlich durch die Bogenbildungen hervorgerufen. Je ein oberer und unterer Bogen stellen einen Wirbel dar, dessen Körper noch nicht zur Ausbildung gekommen ist.

Die oberen Bögen sitzen mit breiter Basis der Chordascheide auf; von dieser erhebt sich dann eine ziemlich schmale Spange, die sich mit einer ebensolchen von der anderen Seite vereinigt und so ein Knorpeldach bildet, das nicht nur das Rückenmarkrohr, sondern auch ein starkes elastisches Längsband umschließt. Dorsal setzen sich die Bögen in unpaare, lange, oftmals gegliederte Dornfortsätze fort, die vielfach als Flossenträger dienen.

Die unteren Bögen entsprechen in der Schwanzgegend völlig den oberen, auch sie vereinigen sich ventral und bilden ebenfalls einen unpaaren, langen und oft in einzelne Teilstücke zerfallenden Processus spinosus. In der Rumpfgegend divergieren sie, und ihre distalen Teile funktionieren, ohne daß sie abgetrennt wären, als Rippen, die wegen ihrer Lage zur Muskulatur als untere zu bezeichnen sind. Gerade die Dipneusten zeigen es so recht, wie untere Bögen und Rippen ein und dieselben, nicht voneinander trennbaren Gebilde sind. Danach könnte man auch die Rippen einfach als untere Bögen

bezeichnen und umgekehrt die ventralen Schwanzbögen als zusammengewachsene Rippen.

Obere und untere Bögen zeigen übrigens einen ziemlich starken Knochenbelag.

Wie wir es bei den Fischen, selbst schon bei den Cyclostomen, fast durchgehend fanden, daß der vorderste, auf den Schädel unmittelbar folgende Teil des Achsenskelettes Verstärkungen aufweist, begegnen wir auch hier bei den Dipneusten ähnlichen Verhältnissen; die ersten, freien oberen und unteren Bögen umwachsen seitlich die Chordascheide und lassen somit einen Wirbelkörper entstehen. Zwei oder drei noch vor diesen liegende Bögen, welche noch bei jungen Individuen (z. B. in den Exemplaren von Ceratodus, die die Abbildungen 275 und 276 lieferten) frei sind, verschmelzen übrigens später mit dem Schädel, und die vorderste Rippe des Rumpfes erscheint dann als sogenannte „Kopfrippe“ dem Occipitalteil angefügt.

Auch bei den Dipneusten liegen Anzeichen vor von doppelten Bogenbildungen in einem Segment, und wahrscheinlich würden diese durch ein eingehenderes Studium zahlreicherer jüngerer Entwickelungsstadien noch vermehrt werden können. Bei Ceratodus kommen im Schwanze regelmäßig, im Rumpf hier und da, kaudal von den gewöhnlichen Bögen kleinere Knorpelstücke (Intercalarien) vor, die wahrscheinlich als kraniale Bögen zu deuten sind, da sich die Myosepten — beim jungen Ceratodus — an die kaudale Seite der Hauptbögen ansetzen und die intersegmentalen Gefäße dicht dahinter verlaufen, (so daß also die Hauptbögen als kaudale Skleromerenstücke anzusehen sind). Bei Protopterus sind jene Intercalarien mit Ausnahme des Schwanzes rudimentär und nur in Gestalt von stärkeren Zellanhäufungen innerhalb der skeletoblastischen Schicht, welche dieselbe Lage haben wie der „intervertebrale“ Knorpel bei Lepidosteus, vorhanden (Gadow und Abbott).

Endlich ist noch die besondere Ausbildung der äußersten Schwanzwirbelsäule zu erwähnen (Klaatsch 1893). Bei Ceratodus bleibt die Chorda in der Nähe der Schwanzspitze nicht einheitlich und löst sich in zahlreiche einzelne Stränge auf, um schließlich völlig zu verschwinden; statt der oberen und unteren Bögen findet sich dann ein Knorpelstab, der in ziemlich regelmäßige, wirbelartige Segmente zerfällt. Das sind offenbar sekundäre Veränderungen, die, wie wir sahen, auch bei anderen Fischen an der Schwanzspitze älterer Individuen, wenn auch in anderer Form, nicht selten vorkommen.

Amphibien.

Litteratur: Dugès 1834; v. Kölliker 1859, 1872; Gegenbaur 1861, 1862, 1876; Mivart 1870; W. Müller 1871; Goette 1874, 1875, 1879; Cartier 1875; Claus 1876; Fick 1879; Hasse und Born 1879; Fraisse 1880, 1882; Schwegmann 1884; Knickmeyer 1891; Schmidt 1891; Hasse 1892, 1893; Adolphi 1893; 1898; Zykoff 1893; Göppert 1894, 1895, 1897, 1898; Field 1895; Stöhr 1895, Peter 1895; Gadow 1896; v. Ebner 1896; Klaatsch 1897; Bergfeldt 1896 (97); Ridewood 1897; Murray 1897; Davison 1898; Kapelkin 1900.

Trotz ihres unverkennbaren Fortschrittes zur höheren Entwickelung zeigt die Wirbelsäule der Amphibien dennoch zahlreiche Anknüpfungspunkte an niedere Formen. Vor allem ist das bei der Chorda der Fall, die sowohl in Hinsicht auf den Aufbau ihrer Substanz als auch auf ihre Hüllen mit den Fischen übereinstimmt

In der Auffassung des Differenzierungsvorganges der ursprünglichen, soliden, dotterhaltigen Chordazellen in die spätere netzförmige Anordnung der Chordasubstanz stehen sich wiederum die Ansichten Goette's und die fast aller übrigen Autoren, welch' letztere in den blasenartigen Gebilden der ausgebildeten Chorda regelrechte Zellen erblicken wollen, gegenüber. Goette nimmt an, daß sich die embryonalen Chordazellen zunächst in kranial-kaudaler Richtung abflachen und hintereinander

Fig. 277.

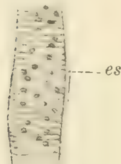


Fig. 278.

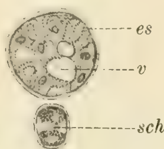


Fig. 277 und 278. Fig. 278 horizontaler Längsschnitt durch die Chorda einer Rana silvatica, bei der das Medullarrohr sich soeben geschlossen hatte (nach Field). Fig. 278 Querschnitt durch die im Beginn der Vakuolisierung stehende Chorda nebst Hypochorda von Rana silvatica (nach Field). *v* die sich bildenden Vakuolen der Chorda. *es* elastische Scheide (Cuticula chordae, Field). *sch* Sub- oder Hypochorda; auch sie besitzt eine Scheide.

ziemlich gleichmäßig anordnen (Amphioxusstadium, Klaatsch), aber nicht nur in einer Reihe, wie bei den Fischen, sondern in mehreren, ineinander greifenden Lagen (Fig. 277). In dem Protoplasma der Zellen treten darauf Lakunen auf, und zwar wahrscheinlich mehrere in jeder Zelle, die teilweise miteinander zusammenfließen und das Protoplasma sowie die Kerne verdrängen und ganz unregelmäßig verteilen, so daß schließlich nur noch unzusammenhängende Zellreste übrig bleiben.

Daß der Prozeß der Vakuolisation nicht so einfach ist und nicht etwa nur in dem Aufblähen der einzelnen Zellen durch eine in ihnen entstehende Vakuole sich vollzieht, ergiebt sich übrigens auch aus der bestimmten Angabe Field's (1895), daß zwischen den Zellen ebenfalls Lakunen zur Ausbildung kommen. Schon Dursy (1869) hatte angenommen, daß bei den höheren Wirbeltieren die Vakuolenbildung in der Chorda durch das Auftreten einer wasserhellen Flüssigkeit zwischen den Zellen hervorgerufen werde.

Was die Chordascheiden anbelangt, so unterschied bereits Gegenbaur (1862) ganz richtig eine doppelte Scheide, von denen die innere fibrillär sei, die äußere aber eine elastische Haut darstelle, und auch W. Müller (1871), v. Kölliker (1872), Cartier (1875) u. A. kamen zu dieser Auffassung. Eine Vergleichung mit den Fischen konnte damals aber noch nicht gut durchgeführt werden, weil für diese selbst noch keineswegs eine einheitliche und richtige Auffassung bestand. Die Schwierigkeiten mehrten sich noch, als Hasse (1892) irrtümlich den anfangs zellenlosen Knochenkegel an dem Wirbelkörper der Urodelen für eine Chordascheide (Cuticula sceleti) hielt — wobei er die wirkliche Elastica übersah — und infolge davon die Ansicht aufstellte, daß die Urodelen mit den Selachiern übereinstimmten, weil sie eine zellige, unterhalb der Cuticula sceleti gelegene Chordascheide (Intercuticularschicht) besäßen.

Goette (1875), der an der eigentlichen, von der Chorda selbst erzeugten Scheide (die er innere Chordascheide nannte) anfangs noch nicht zwei Schichten unterschied, hatte ebenfalls eine thatsächlich von den Seitenplatten der Urwirbel abstammende und die Chorda dicht umgebende Zellmasse noch zu den Chordascheiden gezählt, sie als äußere Chordascheide bezeichnet und dabei erwähnt, daß sie

möglicherweise der knorpeligen Chordascheide der Elasmobranchier homolog wäre.

Auch Lwoff (1887) war, ohne gerade einen direkten Vergleich mit den Selachiern anzustellen, der Meinung gewesen, daß die Chordascheide des Axolotl zellhaltig wäre.

v. Ebner (1896), Bergfeldt (1896) und Klaatsch (1897) waren es vornehmlich, die diese Irrtümer beseitigten und endgiltig feststellten, daß auch die Amphibien gleich wie die Fische — die Selachier und Dipneusten vor der Einwanderung der Scheidenzellen — eine dünne äußere elastische und eine nach innen davon gelegene dickere, zellenlose Faserscheide besitzen; eine innere elastische Schicht der Faserscheide (Elastica interna, Kölliker) konnten sie nicht beobachten.

Auf die ziemlich verwickelte Synonymik dieser Scheiden bei den einzelnen Autoren näher einzugehen, wollen wir verzichten (vergl. Bergfeld 1896 und H. Gadow 1896).

Auch die Entwickelung der Scheiden verläuft ebenso wie bei den Fischen. Zuerst entsteht die elastische Scheide (primäre Chordascheide, Klaatsch), und zwar wird sie direkt von der Chorda geliefert, da sie bereits zu einer Zeit sich bildet, in der einzelne perichordale Zellen zwischen der Chorda und den sie umgebenden Organen noch nicht vorhanden sind (Bergfeldt 1896, Klaatsch 1897; Fig. 278). Diese Verhältnisse stehen demnach im Einklang mit der von Hasse (1893) für die Cyclostomen und Claus (1894) für die Squaliden gemachten Entdeckung der chordalen Natur der elastischen Scheide und im Gegensatz zu der früher allgemeinen Annahme ihrer Herkunft von dem perichordalen Bindegewebe.

Die zweite Schicht der Chordascheide, die Faserscheide (sekundäre Chordascheide, Klaatsch, = innere Scheide, Goette, = Elastica interna, Gadow etc.) erscheint mit dem Auftreten einer wohlausgebildeten protoplasmatischen Rindenschicht an der Chorda (Chordaepithel). Sie erreicht meistens erst dann eine beträchtliche Dicke, wenn sich bereits eine ansehnliche Zelllage der skeletoblastischen Bindegewebsschicht um sie herumgelegt hat (Fig. 279). Zu dieser Zeit ist es bisweilen auch möglich, in ihr zwei Fasersysteme, deren Fibrillen sich ungefähr rechtwinklig kreuzen, zu erkennen (Bergfeldt).

Obgleich die beiden Chordascheiden sich wohl bei allen Amphibien zu irgend einer Zeit nachweisen lassen, so erreichen sie doch nie eine besondere Mächtigkeit und haben im Gegensatz zu den Fischen sicher an Bedeutung für den Aufbau der Wirbelsäule verloren. Bei den Urodelen sind sie im allgemeinen noch besser entwickelt wie bei den Anuren und zeigen an den intervertebralen Partieen eine stärkere Ausbildung wie an den vertebralen. An der Entstehung des knöchernen Wirbelkörpers, wie Hasse es glaubte, nehmen sie niemals Anteil.

Auf einige weitere Schicksale der Chorda in späteren Entwickelungsstufen werden wir noch unten zurückkommen und wollen zunächst die Ausbildung der skeletoblastischen Schicht betrachten. Während man früher dem Blut oder den Blutgefäßen an ihrem Aufbau größeren oder geringeren Anteil beimaß (Goette, Hasse u. A.), so ist man sich heute über ihre Abstammung von den Ursegmenten (Kölliker, Gegenbaur, Field u. A.) wohl allgemein einig. Die Entwickelung des Sklerotoms erfolgt in ähnlicher Weise wie bei anderen Vertebraten. Bei Siredon z. B. bildet es sich nach Maurer (vergl. Fig. 19 in III, 1) an der medialen und ventralen Kante des Ursegmentes als

ein geschlossenes Divertikel mit epithelialer Wand, in welches sich die Ursegmenthöhle hineinerstreckt. Es löst sich dann rasch vom Ursegment ab und zerfällt in einzelne Zellen, die anfangs noch recht spärlich die Chorda seitlich umgeben; später wuchern sie mehr und umwachsen dann auch das Nervenrohr (Stadium der „häutigen Wirbelsäule“). Die innere Lage dieses von den Sklerotomen abstammenden Gewebes, das, wie es selbstverständlich ist, mit dem übrigen sonst noch im Körper vorkommenden Bindegewebe, also z. B. auch mit den Myosepten, in direktem Zusammenhang steht, kann man als skelettbildende Schicht unterscheiden. Sie ist meistens, namentlich um die Chorda der Anuren herum, dichter und regelmäßiger gefügt und aus mehr spindelförmigen Zellen aufgebaut (Fig. 279), weswegen man sie auch als „äußere zellhaltige Chordascheide“ (Goette) oder „bindegewebige Chordahülle“ (Bergfeldt) bezeichnet hat. In ihr nehmen zunächst die Anlagen der oberen und unteren Bögen ihre Entstehung.

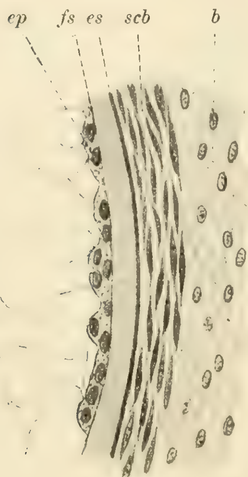


Fig. 279. Querschnitt durch einen Teil der Chorda, ihre Hüllen und das benachbarte perichordale Gewebe einer 41 mm langen Larve von *Alytes obstetricans* bei 400-facher Vergr. (Nach Bergfeldt.) Der Schnitt zeigt den Zustand der Chordahüllen in der ersten Zeit der Anlage knorpeliger Wirbelteile. *ep* epitheliomorphe Rindenschicht (Chordaepithel). *fs* Faserscheide (= sekundäre Chordascheide, Klaatsch, = innere Scheide, Goette, = Elastica interna, Gadow, = sekundäre cuticulare Chordahülle, Bergfeldt etc.). (Die Führungslinie müßte etwas weiter nach rechts hin enden.) *es* elastische Scheide (= primäre Chordascheide, Klaatsch, = primäre cuticulare Chordahülle Bergfeldt). *b* perichordales Bindegewebe, deren innerste, fester gefügte, scheidenartige Schicht (*scb*) man als skeletoblastische Schicht unterscheiden kann (= äußere zellhaltige Chordascheide, Goette; = bindegewebige Chordahülle, Bergfeldt).

Da die weiteren Entwickelungsvorgänge bei den Urodelen und den Anuren einige Abweichungen voneinander aufweisen, so empfiehlt es sich, diese beiden Abteilungen getrennt zu betrachten und zunächst die ersteren zu berücksichtigen. Die erste Anlage der oberen Bögen (untersucht wurden namentlich Salamandra, Triton und Siredon) erfolgt ganz in der Nähe der transversalen Myosepten (über die Lagebeziehungen der Skeletteile wird weiter unten noch gehandelt werden); nach erfolgter Verknorpelung sitzen sie der Chordascheide unmittelbar auf (Fig. 280a), dann wachsen sie rasch empor und vereinigen sich oberhalb des Nervenrohres mit den Bögen der anderen Seite, indem sie mit ihnen vollständig verschmelzen (Fig. 290). Die Bogenbasen bleiben dagegen voneinander getrennt.

Ganz ähnlich verhalten sich die unteren Bögen (Hämapophysen, Hämalbögen) des Schwanzes (Fig. 280a u. 290). Die Mehrzahl von ihnen verwächst unter Bildung eines Kaudalkanales mit den benachbarten der anderen Seite, wobei auch meistens ein mehr oder weniger langer unpaarer Dornfortsatz gebildet wird. Obere und untere Bögen vereinigen sich seitlich von der Chorda nicht miteinander (Fig. 280a, 284 u. 290), woraus sich schon ergiebt, daß der Anteil der knorpeligen Bogenbasen, wie des Knorpels überhaupt, an dem Aufbau des Wirbelkörpers eine sehr geringe ist. Im Rumpf kommen untere

Bögen, wenigstens in vorgeschrittenen Entwickelungsstadien, dem Wirbelkörper aufsitzend nicht mehr vor; sie sind dort teils rückgebildet, teils sekundär verlagert. Manche Formen, z. B. Menobranchus (GÖPPERT), zeigen sie in ihrer Jugend jedoch noch in ihrem ursprünglichen Verhalten. Bei der Betrachtung der Rippen wird hierauf noch näher eingegangen werden.

Anfangs stellen die knorpeligen Wirbelbögen nur ziemlich schmale Spangen dar, die kaudal- und kranialwärts mit denen der benachbarten Wirbel nicht in Berührung stehen (Fig. 287). Später jedoch verbreitern sich die oberen Bögen und besonders ihre dorsalen Partieen, so daß

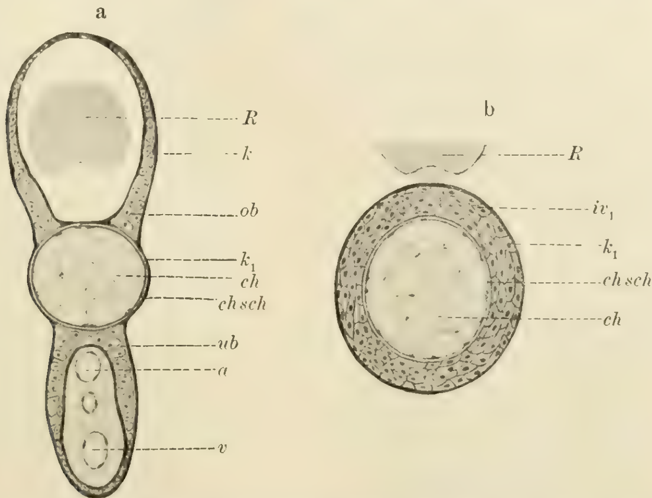


Fig. 280a und b. Zwei Querschnitte durch die Mitte (Fig. 280a) und das Ende eines Wirbels aus dem vorderen Schwanzabschnitt einer 44 mm langen Larve von Salamandra maculata bei 65-maliger Vergrößerung. *ob* obere, *ub* untere Bögen; die ersteren über dem Rückenmark (*R*) miteinander verwachsen, die letzteren ventral ebenfalls vereinigt. *a* und *v* die im Kaudalkanal liegende Aorta und Vene. *ch* Chorda. *chsch* Chordascheide; die Vergrößerung ist zu schwach, um elastische und Faserscheide noch als getrennte Schichten erkennen zu lassen. *k* Knochenbelag der Bögen. k_1 Knochenbelag des Wirbelkörpers, der in Fig. 280a, also in der Mitte des Wirbels, der elastischen Scheide dicht aufliegt, in Fig. 280b aber durch den voluminösen „intervertebralen" Knorpel (iv_1) des Wirbelendes von ihr getrennt ist. Da die Wirbelbögen noch sehr schmal sind, so sind sie in Fig. 280b durch den Schnitt nicht mehr getroffen.

sie mit ihren Nachbarn zusammenstoßen (Fig. 284); an diesen Stellen bilden sich dann allmählich vordere und hintere Gelenkflächen (Prä- und Postzygapophysen) aus.

Bei älteren Tieren tritt außerdem noch eine Verbreiterung der Bögen durch Knochen ein; da das auch in den mittleren Partieen der Wirbel geschieht, dort, wo der Spinalnerv dicht hinter den Knorpelbögen hervortritt (Fig. 284), so wird dieser von den Knochenbildungen umwachsen, so daß in älteren Stadien die Nervenwurzel oft den knöchernen Bogen mehr oder weniger genau in der Mitte durchbohrt.

Außer in den Bögen trifft man an der Urodelenwirbelsäule noch an einer anderen Stelle Knorpel an. Dieser nimmt seinen Ursprung von einer stärkeren Zellenanhäufung der skeletoblastischen Schicht in einer Gegend derselben, die der Grenze zweier benachbarter Wirbel — also der Mitte eines ursprünglichen Ursegmentes — entspricht

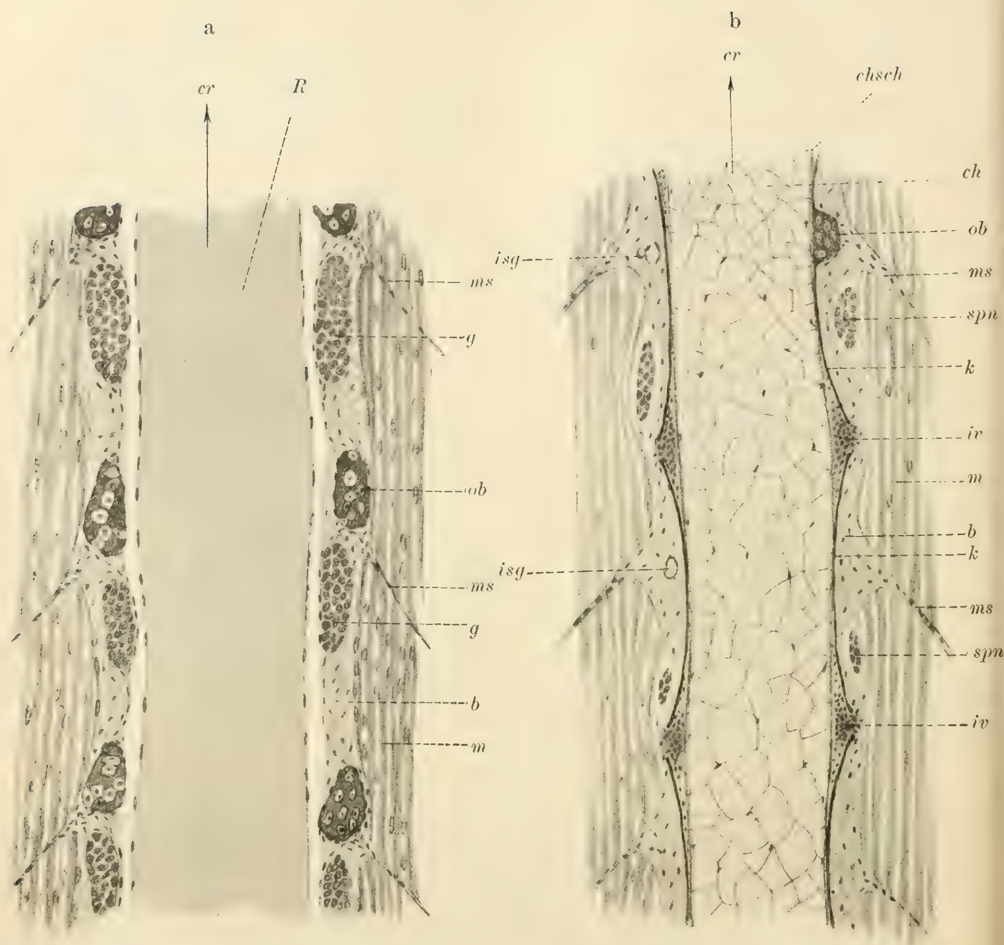


Fig. 281 a und b. Zwei horizontale Längsschnitte durch die Wirbelsäule im vorderen Schwanzabschnitt einer 22 mm langen Larve von Salamandra maculata bei 85-maliger Vergrößerung. Schnitt Fig. 281 a trifft, da er durch das Rückenmark in der Höhe der Spinalganglien gelegt worden ist, nur die oberen Bögen; Schnitt Fig. 281 b ist fast ein Medianschnitt durch die Chorda und trifft daher mit einer Ausnahme (*ob*) die Bögen nicht (vergl. Fig. 280 a); er ist am kranialen Ende etwas mehr dorsal geführt wie am kaudalen. *ob* obere Bögen. *ms* Myosepten; setzen sich an den kaudalen Rand der oberen Bögen (Fig. 281 a). *isg* Intersegmentalgefäße. *k* knöcherner Doppelkegel des Wirbelkörpers. *iv* intervertebraler Knorpel im Begriff, kranial- und kaudalwärts zwischen Knochen und Chordascheide vorzudringen. Sieht man Myosepten und Intersegmentalgefäße als die Grenzen der ursprünglichen Ursegmente an, so alternieren diese mit den Wirbeln. Die Wirbelenden entsprechen der Mitte der Ursegmente, und die Grenzen der Ursegmente — die Myosepten — liegen der Mitte des definitiven Wirbels gegenüber. Die Bögen sind gemäß ihrer Lage und der bis dahin gebrauchten Nomenklatur als kaudale — in Bezug auf die Ursegmenthälften — zu bezeichnen. *ch* Chorda. *chsch* Chordascheide (elastische und Faserscheide erscheinen bei dieser Vergrößerung nicht als gesonderte Schichten). *R* Rückenmark. *g* Spinalganglion, *spn* Spinalnerv. *b* perichordales Bindegewebe, dessen innerste Lage als skelettbildende Schicht zu bezeichnen ist. *m* Muskeln (Myomeren). Der Pfeil zeigt kranialwärts (*cr*).

(Fig. 281 b) und den man daher meistens als Intervertebralknorpel (GEGENBAUR) bezeichnet. Während die Knorpel der oberen und unteren Bögen weit voneinander getrennt sind (Fig. 280 a), umgiebt der „intervertebrale" die Chordascheide ringförmig in geschlossener Lage (Fig. 280 b) und breitet sich allmählich kranial und kaudal — also von den Wirbelenden zweier Wirbel nach ihrer Mitte hin — weiter aus (Fig. 281 b u. 283).

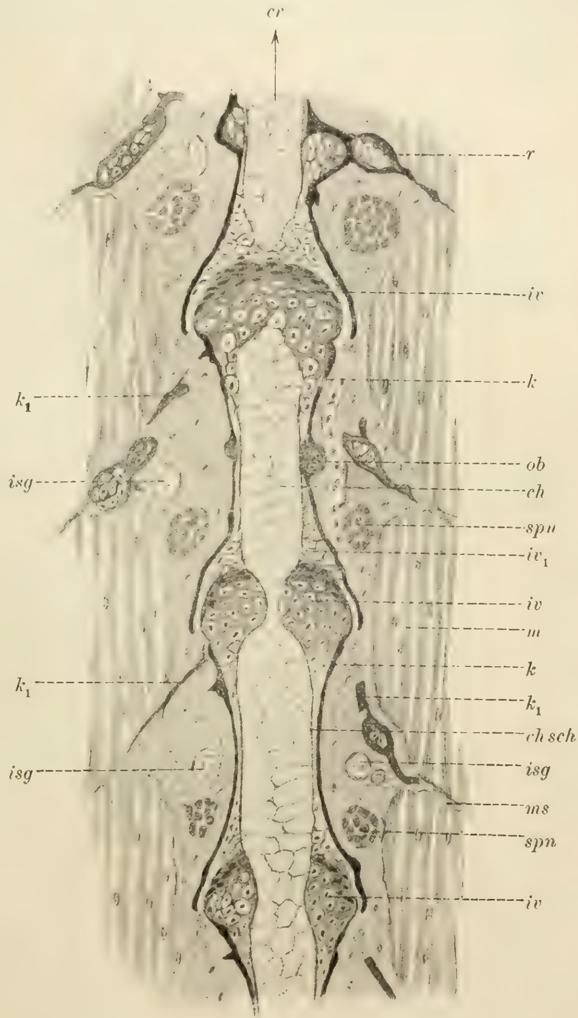


Fig. 282. Horizontaler Medianschnitt durch die Wirbelsäule aus der mittleren Rumpfregion eines 16 mm langen Triton. Vergr. 85mal. Der Schnitt ist am kranialen Ende (*cr*) mehr dorsalwärts geführt worden wie am kaudalen. *ch* Chorda, durch den intervertebralen Knorpel intervertebral eingeschnürt. *chsch* Chordascheide. *iv* Intervertebralknorpel, der zur Bildung eines Gelenkes, einer kaudalen Pfanne und eines kranialen Kopfes (opisthocöle Wirbel) verwendet ist. Da der Schnitt absichtlich etwas schräg geführt ist, sieht man an seinem vorderen Ende den Gelenkkopf vollständig, am hinteren jedoch von der Chorda durchbohrt. *iv* der zwischen Chordascheide und dem knöchernen Doppelkegel des Wirbelkörpers (*k*) hineingewucherte intervertebrale Knorpel. *m* Muskeln. *ms* Myoseptum. *isg* Intersegmentalgefäße. *ob* Basis der oberen Bögen. *r* Rippe. k_1 ein von der Rippe nach dem vorderen Wirbelende ziehender, sekundär gebildeter Knochen. *spn* Spinalnerv.

Bevor sich jedoch diese Vorgänge vollziehen, ist bereits Knochen an dem Wirbel aufgetreten, und zwar erscheint dieser außerordentlich frühzeitig. Ueber die ersten Phasen seines Entstehens liegen ganz genaue Angaben bis jetzt noch nicht vor. Es läßt sich daher nicht mit Bestimmtheit sagen, ob er sich etwa getrennt auf den Basen der oberen und unteren Bögen anlegt, um erst später zusammenzufließen — wie bei den Knochenganoiden — oder ob er zunächst zwischen den dorsalen und ventralen Bögen in dem Bindegewebe der skeletoblastischen Schicht ganz ohne Zusammenhang mit dem

Knorpel entsteht, oder endlich, ob er sich aus zwei getrennten, an der vorderen und hinteren Hälfte des Wirbels auftretenden und später erst sich vereinigenden Verknöcherungszentren bildet. Wirklich beobachtet ist es, daß er in den mittleren Partieen des Wirbels zuerst erscheint, von hier sich rasch, namentlich nach den Wirbelenden hin, ausbreitet und dann eine dünne, zellenlose Knochenhülse darstellt, die anfangs schwach, später jedoch immer deutlicher die Gestalt eines Doppelkegels aufweist (Fig. 281, 282, 283, 284, 287).

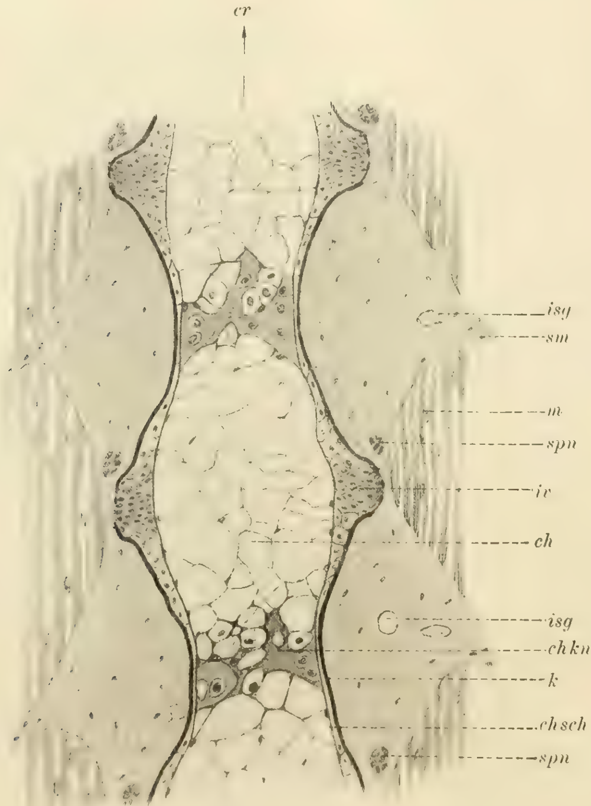


Fig. 283. Horizontaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule aus dem vorderen Schwanzabschnitt eines 50 mm langen Siredon bei 60-maliger Vergrößerung. *k* knöcherner Doppelkegel des Wirbelkörpers. *ch* Chorda. *chsch* Chordascheide. *chkn* Chordaknorpel. *iv* Intervertebralknorpel. *m* Muskeln. *ms* Myoseptum. *isg* Intersegmentalgefäße. *spn* Spinalnerv.

Er wurde, wie bereits erwähnt, von Hasse (1892) als ein Teil der Chordascheide angesehen und als Cuticula sceleti bezeichnet, worin ihm Field (1895) folgte, während Kapelkin (1900) ihn skeletogene Scheide nannte.

Später wird der anfangs äußerst dünne Knochen sowohl am Wirbelkörper als auch an den Bögen durch sekundäre Auflagerungen von „Faserknochen“ (Gegenbaur) oft beträchtlich verdickt, wobei er dann auch zellhaltig wird, indem die ursprünglichen Zellen des skeleto-

blastischen Bindegewebes zu Knochenzellen werden. Ebenfalls findet eine starke Vergrößerung auch nach der Längsrichtung hin statt, und zwar mit Hilfe von Osteoblasten, die, ganz ähnlich wie bei den Teleostiern, gerade an den Enden der Knochenkegel reichlich vorhanden sind. Sie gehören dort einem intervertebralen Faserzellenring an (GEGENBAUR), der die Enden zweier benachbarter Knochenkegel miteinander verbindet und als Intervertebralligament funktioniert.

In älteren Tieren ist der Knochen von reichlichen Markgängen durchzogen, die von der Mitte des Wirbels ihren Ausgang nehmen und mit deren Hilfe auch der im Wirbel vorhandene Knorpel immer mehr resorbiert und durch Knochen ersetzt wird. —

Nachdem wir einige der späteren Zustände des Knochens gleich vorweg erwähnt haben, müssen wir wiederum zu seinen jüngsten Stadien zurückkehren. In der Mitte des Wirbels liegt die primitive Knochenhülse in der Regel der Chordascheide dicht auf (Fig. 281 b); je weiter nach den Enden hin, in desto höherem Grade befindet sich zwischen ihr und der elastischen Scheide jedoch Bindegewebe, und in dieses hinein erstreckt sich mit zunehmendem Alter immer mehr der intervertebrale Knorpel, der, wie es sich aus der vorangegangenen Schilderung von selbst ergiebt, nach außen hin, abgesehen von einer schmalen Zone zwischen je zwei benachbarten Wirbeln, ringsum von den Enden der Knochenkegel umgeben wird (Fig. 281 b, 282, 283). Jener Knorpel ist es, der irrtümlich mit der „Intercuticularschicht", d. h. der zellhaltigen Chordascheide der Elasmobranchier verglichen wurde (HASSE).

Die Knochenlamelle umschließt nicht allein den größten Teil des „intervertebralen" Knorpels, sondern sie erstreckt sich allmählich auch immer mehr auf die knorpeligen oberen und unteren Bögen hinauf (Fig. 284 a und b).

Bei den Urodelen wird demnach, wie wir sahen, der Wirbelkörper vornehmlich durch den Knochen gebildet, die knorpeligen Bogenbasen beteiligen sich an seinem Zustandekommen so gut wie gar nicht (Fig. 280 a) und der intervertebrale Knorpel nur an den Wirbelenden (Fig. 281 b, 283). Von letzterem Umstand abgesehen, ähnelt ein Urodelenwirbel in dieser Zeit, namentlich in maceriertem Zustand, in hohem Grade dem amphicölen Wirbel vieler Teleostier.

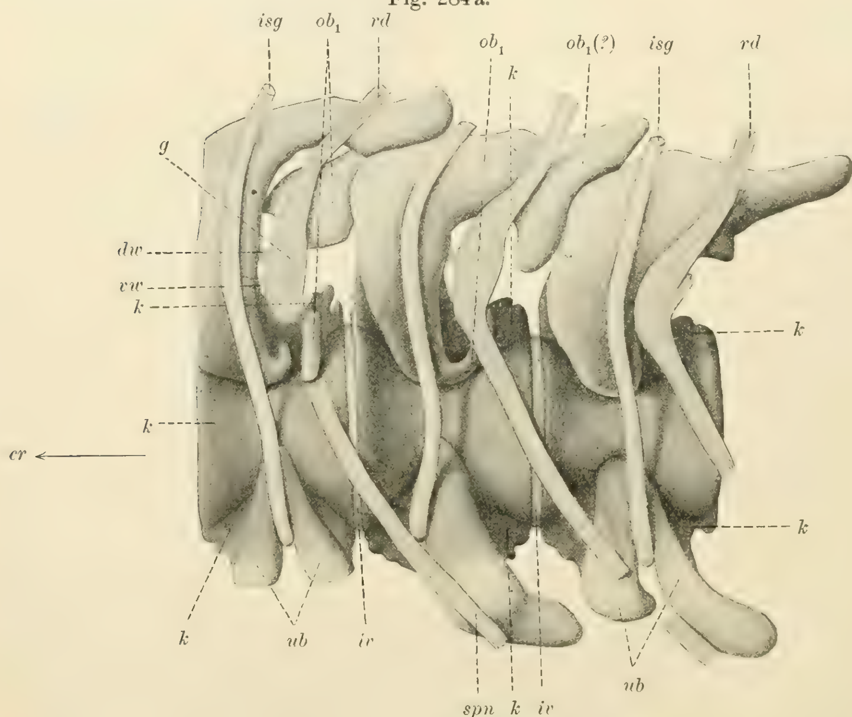
Wir haben jetzt nochmals auf den intervertebralen Knorpel und seine weiteren Schicksale zurückzukommen. Bisher sahen wir ihn als einen Wulst zwischen je zwei Wirbeln liegen und sich von dort aus mehr oder weniger weit zwischen Chordascheide und Knochen nach der Wirbelmitte hin erstrecken (Fig. 283); in dieser Form bleibt er bei vielen Urodelen, im besonderen bei den Perennibranchiaten dauernd bestehen und vertritt durch seine biegsame Beschaffenheit die Stelle eines Gelenkes.

Bei anderen Formen, so bei den Salamandern und Tritonen, kommt es zur wirklichen Ausbildung eines Gelenkes. Der Knorpelring zwischen zwei Wirbeln zerfällt in diesem Fall in zwei ungleiche Teile. Der größere schließt sich dem kranialen Ende des hinteren Wirbels, der kleinere dem kaudalen des vorderen an. Aus dem ersteren entwickelt sich ein Gelenkkopf, aus dem anderen eine Gelenkpfanne (Fig. 282), und damit ist die Form der opisthocölen Wirbel entstanden. Wie GEGENBAUR (1862) zeigte, kommt es dabei

aber trotzdem nicht immer zu einer vollständigen T r e n n u n g des intervertebralen Knorpels, sondern Pfanne und Gelenkkopf stehen meistens noch durch die Grundsubstanz des sie bildenden Knorpels im Zusammenhang. Bei den Urodelen bleibt demnach ein bloßer E n t w i c k e l u n g s z u s t a n d des erst bei höheren Formen zur vollständigen Ausbildung gelangenden Gelenkes eine während des ganzen Lebens d a u e r n d e Einrichtung.

Durch das Auftreten eines intervertebralen Knorpels und das Vor-

Fig. 284 a.



(Erklärung siehe nebenstehend.)

handensein einer gelenkigen Verbindung der Wirbelkörper unterscheiden sich die Amphibien sehr deutlich von den Teleostiern, ähneln darin aber Lepidosteus. In der That dürfte die Berechtigung eines direkten Vergleiches der Gelenkbildung von Lepidosteus mit jener vieler Urodelen kaum von der Hand zu weisen sein. Früher, als man das Gewebe, von dem der intervertebrale Knorpel der Amphibien abstammt, noch der zellhaltigen knorpeligen Chordascheide der Elasmobranchier glaubte an die Seite stellen zu können, war das allerdings nicht möglich. Diese Schwierigkeit ist jetzt aber fortgefallen.

Wir verglichen den intervertebralen Knorpel von Lepidosteus mit den Bogenstücken des kranialen Wirbels von Amia — entstanden aus der kranialen Hälfte eines ursprünglichen Sklerotoms — und ein solcher Vergleich ist sehr wahrscheinlich auch bei den Amphibien möglich, worauf wir weiter unten noch zurückkommen werden.

Bezüglich der großen Verschiedenheiten, welche in der voluminösen

Ausbildung des intervertebralen Knorpels sich in der Reihe der Amphibien bemerkbar machen, ist GEGENBAUR der Meinung, daß der Verlust an Knorpel eine erworbene Eigentümlichkeit sei, und nicht als Ausgangspunkt der Entwickelung betrachtet werden dürfe. Demnach wäre das Verhalten jener Formen, bei denen der intervertebrale Knorpel noch mit dem Bogenknorpel zusammenhängt, so daß die Chorda, wie bei den Anuren, von einem vollständigen Knorpelbelag umgeben ist, das ursprüngliche; die Zustände jedoch, in denen

Fig. 284 b.

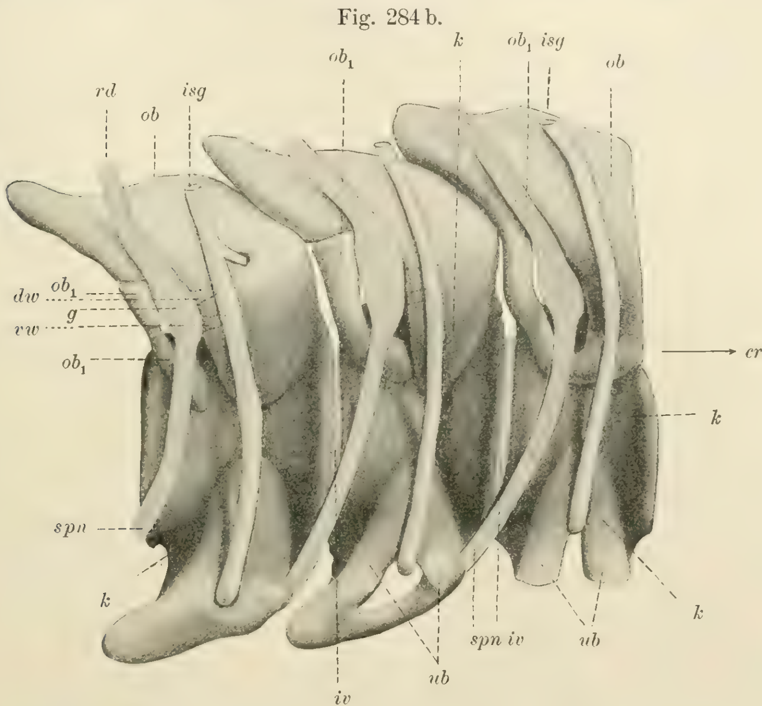


Fig. 284a und b. Drei Wirbel aus der vorderen Schwanzregion eines 50 mm langen Siredon, von der linken (Fig. 284a) und rechten Seite gesehen, nach einem nach der Plattenmodelliermethode angefertigten Wachsmodell. Vergr. 53 mal. *cr* kranial. Das Modell dient hauptsächlich zur Demonstration der doppelten Bögen und ihrer Lage zu den intersegmentalen Gefäßen und Spinalnerven. *isg* intersegmentale Gefäße; ventral durchbohren sie die unteren Bögen und vereinigen sich mit der im Kaudalkanal verlaufenden Aorta. *g* Spinalganglion. *spn* Spinalnerv. Am ersten Wirbel auf Fig. 284a ist ein Stück des Nerven an einer Stelle herausgeschnitten, um das median davon gelegene Bogenstück zu zeigen. *rd* Ramus dorsalis des Spinalnerven. *dw* dorsale, *vw* ventrale Wurzel des Spinalnerven. *ob* obere Bögen („kaudale" in Bezug auf die ursprüngliche Sklerotomhälfte). ob_1 „kranialer" Bogen. Man beachte die verschiedenen Variationen bei der Ausbildung dieser knorpeligen kleinen Bogenstücke, die teils gesondert vom Hauptbogen sind, teils mit ihm zusammenhängen, teils noch in mehrere Stücke zerfallen können. *ub* untere Bögen, an denen ebenfalls Andeutungen von Doppelbildungen vorhanden sind. *k* Knochen des Wirbelkörpers; derselbe ist durch dunklen Farbenton angedeutet und durchsichtig gedacht, so daß sowohl die von ihm bedeckten knorpeligen Bogenteile als auch die Chordascheide am Wirbelkörper hindurchschimmern. Man sieht, wie der Knochen sich dorsal und ventral bereits auf die Bogenbasen erstreckt, auf diesen allmählich ausläuft und die median von ihm gelegenen knorpeligen, kaudalen und kranialen Bogenabschnitte umwachsen und miteinander vereinigt hat. *iv* Lage des intervertebralen Knorpels (derselbe konnte bei dieser Ansicht nicht näher dargestellt werden) und gleichzeitig die Grenze zweier benachbarter Wirbel.

der intervertebrale Knorpel mehr oder weniger reduziert ist, nicht mehr mit den Bögen im Zusammenhang steht und oft fast nur noch auf die Wirbelenden beschränkt ist (was am meisten bei den Gymnophionen und dann bei den perennibranchiaten Urodelen der Fall ist), würden als die sekundären zu gelten haben. Die Aehnlichkeit mit Teleostierwirbeln ist nach GEGENBAUR daher bei den Urodelen nur eine erworbene; der intervertebrale Knorpel der Amphibien deutet vielmehr auf eine ganz andere Herkunft hin, nämlich von den Ganoiden, im besonderen von Lepidosteus, [wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß die Wirbel von Lepidosteus andererseits auch wieder eine nahe Verwandtschaft mit den Wirbeln der Knochenfische aufweisen (SCHAUINSLAND)]. —

Wenden wir uns nun den späteren Schicksalen der Chorda zu, so ist es klar, daß das Wachstum des intervertebralen Knorpels sehr geeignet ist, diese zu beeinflussen. Anfangs stellt sie einen gleichmäßig starken Strang dar; sobald dann die knorpeligen Bögen erschienen sind, und die Knochenlamelle des Wirbelkörpers in ausgesprochener Weise die Gestalt eines Doppelkegels angenommen hat, paßt sich auch die Chorda dieser Form an, indem sie sich an den Wirbelenden innerhalb der Basis jedes Hohlkegels ausdehnt; sie ist dann intervertebral voluminöser als vertebral, wo sie namentlich in der Mitte jedes Wirbels zusammengeschnürt erscheint (Fig. 281 b, 283). Bei den Amphibien mit geringer Entwickelung des intervertebralen Knorpels behält die Chorda dauernd eine solche Gestalt (z. B. bei Proteus und Menobranchus). Bei anderen jedoch verhindert der wuchernde Intervertebralknorpel die Chorda an einer stärkeren Ausbreitung an dieser Stelle, im Gegenteil schnürt er sie dort ein, so daß sie vertebral einen größeren Durchmesser aufweist als intervertebral, was am meisten bei den Formen natürlich der Fall ist, bei welchen es zur Bildung eines Gelenkes kommt (Fig. 282); doch geht auch bei diesen die Chorda selbst an jener Stelle nicht völlig verloren, wie sie denn überhaupt der Regel nach während des ganzen Lebens in großer Ausdehnung erhalten bleibt.

Bei vielen Urodelen kommt in späteren Entwickelungsstadien innerhalb der Chorda Knorpel vor. GEGENBAUR (1862) wies ihn nach bei Menobranchus, Siredon, Menopoma, Salamandra, Triton Coecilia und sprach auch die Ansicht aus, daß er autochthoner Natur sei. Später wurde dieses bestritten, und LWOFF (1882) sowie ZYKOFF (1894) leiteten ihn vom perichordalen Gewebe ab, indem sie behaupteten, daß Zellen, welche von den Bogenbasen (LWOFF) oder von dem Intervertebralknorpel herstammten, auswanderten, durch Oeffnungen der Chordascheide hineindrängen, die Chorda zerstörten und durch Knorpel ersetzten. GADOW schloß sich ihnen an (1896) und verglich infolgedessen diesen Chordaknorpel sogar mit der knorpelzelligen Chordascheide der Selachier und Dipneusten; Urodelen besitzen nach ihm ebenso ein knorpeliges Chordacentrum wie die Selachier.

Im Gegensatz hierzu kann auf Grund der Untersuchungen von FIELD (1895) — bei Amphiuma — v. EBNER (1896), KLAATSCH (1897), KAPELKIN (1900) und neuerdings von SCHAUINSLAND wohl mit Sicherheit behauptet werden, daß die alte GEGENBAUR'sche Anschauung richtig ist, daß also der Knorpel aus der Umwandlung der Chordazellen selbst hervorgeht. Seine Entstehung beginnt

in der Mitte jedes Wirbels, dort also, wo dieser am schmalsten ist und wo ihm gleichzeitig die Bögen aufsitzen. Sie nimmt ihren Anfang an der Peripherie in den protoplasmatischen Zellen des Chordaepithels und schreitet von dort centralwärts weiter, das typische Chordagewebe immer mehr verdrängend, so daß schließlich an dieser Stelle ein vollständiges Knorpelseptum gebildet wird (Fig. 283), das nach außen hin noch von der völlig intakten, undurchbrochenen Chordascheide umgeben ist. Wie es scheint, sind es vornehmlich die indifferenten, noch nicht vakuolisierten Chordazellen, die sich in Knorpelzellen umwandeln (v. Ebner, Klaatsch).

Uebrigens findet auch am äußersten Schwanzende eine vollständige Verknorpelung der Chorda statt. Hier nämlich kommt es in ihrem Gewebe überhaupt nicht zur Vakuolenbildung, sondern die Zellen bleiben dauernd protoplasmatisch und stellen einen, auch schon bei den vorhergehenden Wirbeltierabteilungen erwähnten Chordastab (Barfurth, V. Schmidt 1893) dar, der allmählich knorpelige Beschaffenheit annimmt und sich später an seinem vorderen Ende in mehrere Segmente gliedert. —

Zum Schluß haben wir noch einen Blick auf die Beziehungen der Wirbelsäule zu den ursprünglichen Ursegmenten, den Gefäßen und Nerven zu werfen (Schauinsland). Betrachten wir wiederum die Grenzen je zweier Myotome, d. h. die transversalen Myosepten und die sich, namentlich im Schwanz, oft in diesen noch vorfindenden intersegmentalen Blutgefäße, wie sie sich in verhältnismäßig jungen Stadien darstellen, als die Grenzen der ehemaligen Ursegmente und Sklerotome, so finden wir, daß die Enden der definitiven Wirbel fast genau in der Mitte eines solchen Segmentes gelegen sind (Fig. 281—284); außerdem sehen wir, daß sich die Myosepten überwiegend an dem kaudalen Rand der Wirbelbögen anheften (Fig. 281 a). Aus alledem können wir den Schluß ziehen, daß die Wirbelbögen den ehemaligen kaudalen Sklerotomabschnitten zu vergleichen sind und den bei den Fischen, namentlich den Cyclostomen, Selachiern und Ganoiden von uns ebenfalls als kaudale Bogenstücke bezeichneten Teilen entsprechen. Der kaudal von den Bögen liegende Abschnitt des bleibenden Wirbels, zu dem vor allem auch ein großer Teil des intervertebralen Knorpels gehört, ist dagegen, wie bereits oben bemerkt, aus dem kranialen Sklerotomabschnitt entstanden zu denken. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangt auch Gadow (1896), der die Bögen den „Basidorsalien“ und „Basiventralien“, den Intervertebralknorpel (den er sogar aus 4, 2 dorsalen und 2 ventralen, kleinen, anfangs getrennten, bald aber verschmelzenden Bogenstückchen entstanden beschreibt) den Interdorsalien und Interventralien der übrigen Anamnier vergleicht. Allerdings kommt er auch hier wieder entsprechend seiner prinzipiellen — bei den Squaliden geschilderten — Auffassung zu dem Schluß, daß der durch das Zusammenfließen der Interventralia gebildete untere Halbring des Intervertebralknorpels nicht mit dem dazugehörigen oberen (aus den Interdorsalien entstandenen) Halbring sich vereinigt, sondern mit dem nächst vorhergehenden. Diese Behauptung läßt sich jedoch durch nichts beweisen.

Da der Intervertebralknorpel übrigens erst verhältnismäßig spät auftritt und nicht nur für einen Wirbel, sondern für die gelenkige Verbindung je zwei benachbarter Wirbel Verwendung findet, so läßt

es sich nicht mit Bestimmtheit sagen, wie weit er zum kranialen Sklerotomabschnitt zu rechnen und was von ihm dem kaudalen zuzuzählen ist (Fig. 281, 282, 283). Es sind das dieselben Erwägungen, die von uns auch bei Lepidosteus angestellt wurden. Jedenfalls aber ist es klar, daß ebenso wie bei jenem Knochenganoiden, auch bei den Amphibien die Metamerie der Wirbelsäule nicht derjenigen der Ursegmente entspricht, und daß die Schwanzwirbel nicht aus einem Sklerotom, sondern aus den Hälften je zwei benachbarter entstanden sind, woraus sich ergiebt, daß sie mit den ursprünglichen Ursegmenten und den späteren Myotomen alternieren müssen. Es ist dabei nicht nötig, an eine Konkrescenz je zweier völlig getrennt voneinander angelegten Wirbelhälften, wie bei Amia, zu denken. Eine solche exakte Sonderung und nachträgliche Verschmelzung tritt während der Ontogenese nicht mehr ein, aber trotzdem bleibt es gerechtfertigt, die hier

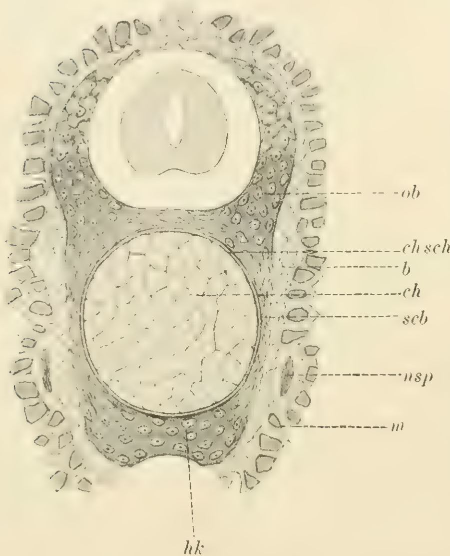


Fig. 285. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule einer 60 mm langen Larve von Xenopus capensis. Vergr. 32 mal. *ch* Chorda. *chsch* Chordascheide. *ob* obere knorpelige Bögen, an ihrem dorsalen Ende bereits verkalkt. *hk* hypochordaler Knorpel. *b* perichordales Bindegewebe. *scb* innere scheidenartige Schicht derselben — skeletoblastische Schicht. *nsp* Nervus spinalis. *m* Muskeln.

von Anfang an vereinigten Komponenten der Wirbel mit den bei Amia etc. noch getrennten direkt zu vergleichen.

In Bezug hierauf ist es jedenfalls auch von nicht unbedeutendem Interesse, daß neuerdings (SCHAUINSLAND) — nachdem GOETTE (1897) bereits die Bemerkung gemacht hatte, daß der Bogen des ersten Wirbels von Salamandra sich aus zwei Knorpelspangen zusammensetze — in der Schwanzwirbelsäule einiger Urodelen, namentlich Siredon (Fig. 284a und b) doppelte knorpelige Bögen nachgewiesen worden sind. Kaudalwärts von den großen oberen Bögen finden sich mehr oder weniger umfangreiche, oft bereits von dem Wirbelkörperknochen völlig umwachsene Knorpelstücke. Meistens sitzen sie völlig getrennt von den richtigen Bögen der Chordascheide auf, bisweilen stehen sie an ihrer Basis mit diesen noch im Zusammenhang, und manchmal sind sie mit jenen auch derart vereinigt, daß zwischen ihnen nur eine Lücke bleibt, durch welche die Wurzeln der Spinalnerven heraustreten, und die dann durch das spinale Ganglion zum größten Teil ausgefüllt ist. Die Abbildungen zeigen neben den erwähnten auch noch andere Variationen.

An den unteren Bögen werden die Doppelbildungen in der Regel nur durch mehr oder weniger große Löcher innerhalb des Knorpels angedeutet, durch welche kleine segmentale Gefäße hindurch-

treten, um sich mit den im Kaudalkanal befindlichen Längsgefäßen zu vereinigen. Bisweilen werden aber auch die unteren Bögen in zwei fast völlig voneinander getrennte Stücke zerlegt.

Diese kleinen Bogenrudimente entsprechen ohne Zweifel dem kranialen Bögen („Intercalarien") der Cyclostomen, Selachier und Ganoiden, wofür auch die Lage der Nerven und Blutgefäße spricht.

Würde man zwischen den kleinen „kranialen" und den großen „kaudalen" Bögen — kranial und kaudal wie immer in Bezug auf die ehemaligen Ursegmente und nicht auf den fertigen Wirbel — einen Schnitt legen, so erhielte man zwei Halbwirbel, die die größte Aehnlichkeit mit dem kranialen und kaudalen Halbwirbel im Schwanze von Amia haben würden (vergl. Fig. 246, 247).

Derartige Halbwirbel kommen bei recenten Amphibien nicht mehr vor, jedoch finden sie sich bei ihren Vorfahren, den Stegocephalen. Die nach dem embolomeren Typus (Cope) gebauten Schwanzwirbel derselben lassen sich bei Berücksichtigung der eben gemachten Mitteilungen und Erwägungen und nach Kenntnis der Entwickelung der Wirbelsäule von Amia sofort verstehen; es sind Halbwirbel, die im Prinzip mit den Halbwirbeln von Amia übereinstimmen.

Die rhachitomen (Cope) Wirbel der fossilen Amphibien werden sich durch Verschmelzungen und Rückbildungen derartiger Halbwirbel (ähnlich wie im Rumpf von Amia) und durch verschiedenartige diskret angelegte und auch später nicht miteinander verschmelzende Ossifikationen der Wirbelkomponenten — Bögen und Körper — erklären lassen.

Eine neue Bearbeitung dieses Materials, und zwar nicht allein vom Standpunkt der systematischen Paläontologie aus, wäre sehr erwünscht[1]); wahrscheinlich ließen sich jetzt die Widersprüche in den Arbeiten der verschiedenen Autoren leichter begleichen, namentlich aber auch die teilweise recht konfuse Synonymik klären.

Unsere Aufgabe ist es hier nicht, dieses Gebiet weiter zu verfolgen. Es sei daher nur, außer auf die Lehrbücher für Paläontologie, auf die Arbeiten von H. v. Meyer (1851, 1858 etc.), Gaudry (1878, 1890), Cope (1882, 1886, 1892), A. Fritsch (1883, 1889), Credner (1886, 1889, 1890), Baur (1896) u. A., sowie auf die Abhandlungen von L. Schmidt (1892), H. Gadow (1896), Goette (1897), Schauinsland (1900) hingewiesen. —

Wenden wir uns nunmehr den **Anuren** zu, so wollen wir bei ihnen nur die bedeutenderen Abweichungen von den Urodelen in Betracht ziehen. Zu solchen gehört zunächst schon die Ausbildung der skeletoblastischen Schicht, die namentlich um die Chorda herum in stärkerer Entwickelung und regelmäßigerer („scheidenartiger") Anordnung vorhanden ist als bei den Urodelen (Fig. 279). In Uebereinstimmung damit ist auch der Knorpel in reichlicherem Maße beim Aufbau der Wirbelsäule beteiligt. Wenn aber von Dugès u. A. von einer vollständigen Knorpelumlagerung der Chorda berichtet wird, so ist das nur mit Beschränkung richtig. Die Knorpelmasse der oberen Bögen bleibt nicht so isoliert wie bei den Urodelen, sondern nach dem Erscheinen der Bögen werden ihre Basen rasch mit denen der

1) Erfreulicherweise ist hiermit in neuester Zeit wirklich begonnen worden; vergl. O. Jaekel, Ueber die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen, im Juli-Protokoll der Deutschen Geolog. Gesellsch., Bd. LVI, 1904

Nachbarn ebenfalls durch Knorpel verbunden, so daß in diesem Stadium sich dann auf der dorsalen Seite der Chorda ein rechter und linker kontinuierlicher Knorpelstreifen der Länge nach erstreckt; von ihm aus erheben sich in regelmäßiger Folge die Bögen und umfassen das Rückenmark, ohne sich übrigens dorsal von diesem mit denen der gegenüberliegenden Seite zu vereinigen. Abgesehen von den Bögen, wird je ein Wirbel noch dadurch bezeichnet und von dem anderen abgegrenzt, daß sich an der Stelle, wo sich später eine gelenkige Verbindung herstellen wird, auf dem Knorpel eine Ringfaserschicht bemerkbar macht, die künftig als Intervertebralligament funktionieren wird (Gegenbaur).

Später verbinden sich auch die beiden seitlichen Knorpelstreifen miteinander unterhalb des Rückenmarkes.

Während sich diese Vorgänge an der Dorsalseite der Chorda abspielen, hat sich an der ventralen, innerhalb der skeletoblastischen Schicht ein stärkerer Bindegewebsstrang ausgebildet, und in diesem erscheinen in metamerer Anordnung (Gadow 1901) unpaare Knorpelherde, die jedoch bald zusammenfließen und dann ein ebenfalls unpaares ventrales Knorpelband darstellen, das sich der ganzen Länge der Wirbelsäule entlang erstreckt (Fig. 285).

Man hat hin und wieder Zweifel darüber ausgesprochen, ob dieser Knorpelstreif — Basalknorpel, hypochordaler Knorpel (Goette) — als untere Bogenbildung aufzufassen ist. Daß er einer solchen wirklich zuzuzählen ist, läßt sich aber wohl mit Bestimmtheit behaupten. Wir trafen es ja schon bei den Telostiern, daß in einzelnen Fällen, z. B. im Schwanz von Cyclopterus lumpus, die unteren Bögen zu einem unpaaren Stück verschmelzen. Der hypochordale Anurenknorpel entspricht aller Wahrscheinlichkeit nach aber nicht den gesamten unteren Bögen, sondern nur Teilstücken derselben, den sog. Hämalfortsätzen (Schauinsland). Bei den Selachiern und den Ganoiden (vergl. Fig. 213, 238, 239) kann sich der untere Bogen in eine ventrale und eine dorsale Partie sondern, die durch eine dünne Knorpellage noch miteinander verbunden oder auch bereits völlig getrennt sein können. Die erstere bleibt in der Nähe der Aorta und umgiebt sie, die andere rückt dorsal empor, selbst bis zur Verbindung mit den oberen Bögen, und gliedert sich in einen basalen Teil (Basalstumpf) und Rippe.

Dasselbe ist wohl auch bei den Anuren geschehen. Die Hauptmasse der unteren Bögen verschob sich weit dorsal bis zu den dorsalen Bögen; sie wurde zu einem „Querfortsatz“ derselben und trägt die Rippe, während die ventralen Teile nicht nur an ihrem Platze blieben, sondern auch zu einem unpaaren Stück verschmolzen. Eine Furche oberhalb der Aorta, die sich bisweilen im hypochordalen Knorpel findet (Fig. 285), könnte vielleicht noch als Hinweis auf diese Verschmelzung aufgefaßt werden.

Der hypochordale Knorpel hängt mit dem dorsalen nicht zusammen, sondern wird mit diesem nur durch das Bindegewebe der skelettbildenden Schicht — in dem sie beide ja entstanden sind — vereinigt (Fig. 285), sowie durch den bald in jenem auftretenden Knochen, der sich rasch sowohl auf die knorpelfreien als auch die knorpeligen Teile des Wirbels ausbreitet, zusammengefaßt. An dieser Stelle, vornehmlich unterhalb der Bögen, ist die Chorda also nicht vollständig von Knorpel umgeben. Andererseits beginnt schon früher, als die

eben erwähnten Vorgänge — Bildung des ventralen Knorpelstreifens und Auftreten des Knochens — stattfinden, von der dorsalen Knorpelmasse aus die Partie, welche unmittelbar kaudal von den Bögen liegt, die also dem Intervertebralknorpel der Urodelen entspricht und daher überwiegend wohl dem kranialen Sklerotomabschnitt (Interdorsalia, Gadow) zuzuzählen ist, zu wuchern an und umwächst die Chorda vollständig, sie allmählich immer mehr zusammendrängend und einschnürend. Bei Rana wird die Chorda dabei mehr seitlich zusammengedrückt, so daß sie schließlich nur ein ganz dünnes, zur Längsachse senkrecht stehendes Band darstellt. Bei Bufo und Hyla dagegen wächst der Knorpel in derselben Weise wie sich vergrößernde Bogenbasen mehr von oben nach unten und innen, so daß der Chordarest eine mehr dreieckige Gestalt annimmt, deren Spitze dorsal gerichtet ist.

Innerhalb dieses intervertebralen Knorpels entwickelt sich das Gelenk, das eine vollkommenere Form annimmt als bei den Urodelen, da wirklich eine vollständige Trennung stattfindet zwischen Gelenkkopf und Gelenkpfanne. Meistens fügt sich der vordere größere Teil des Knorpels dem je vorhergehenden Wirbel an und bildet an seinem kaudalen Ende einen Gelenkkopf, während der andere an dem nächst hinteren Wirbel dicht vor den oberen Bögen eine Gelenkpfanne entstehen läßt. Die Anurenwirbel sind demnach in der Regel procöl. Doch finden sich in manchen Formen (Aglossa, Discoglossiden und einige Pelobatiden) auch opisthocöle Wirbel, wie bei den Urodelen. Es kommen aber auch bei den procölen Typen einzelne Wirbel mit zwei Gelenkpfannen (bikonvexe) oder zwei Gelenkköpfen (bikonkave) vor, und daher kann man es sich wohl vorstellen, daß die Gestaltung von pro- oder opisthocölen Wirbeln nur davon abhängt, ob der den Gelenkkopf liefernde Knorpelteil zufällig mit dem vorderen oder dem hinteren Ende eines Wirbels verschmilzt (Gadow 1901).

Der Knochen greift auch allmählich auf den intervertebralen Knorpel und das Gelenk selbst herüber. Hierbei ist es von nicht unbedeutendem Interesse, daß, wie Boulenger (mitgeteilt von Gadow (1901) beobachtete, bei einzelnen alten Individuen von Pelobates der Knochen auf dem intervertebralen Knorpel getrennt auftritt und nicht mit dem übrigen knöchernen Wirbelkörper verschmilzt, daß also je zwei Halbwirbel angedeutet sind.

Während die Chorda am Anfang der Gelenkbildung, Kopf und Pfanne noch durchsetzt, ja sie zuerst fast in zwei Hälften teilt, wird sie später dort so vollkommen verdrängt, daß kaum mehr eine Spur von ihr zu finden ist. In dem übrigen Teil des Wirbelkörpers, namentlich also da, wo der Knochen schon in ganz früher Zeit erschien, bleibt sie lange, bei Rana sogar das ganze Leben hindurch erhalten, während sie bei alten Exemplaren von Bufo und Hyla auch hier verschwindet und durch verkakltes oder verknöchertes Gewebe ersetzt wird. Der bei den Urodelen in der Mitte des Wirbels, wo die Spitzen der beiden knöchernen Doppelkegel zusammenstoßen, so charakteristisch ausgebildete Chordaknorpel fehlt den Anuren, deren Wirbel, nebenbei bemerkt, auch nie die stundenglasförmige Gestalt besitzen, vollständig.

Bei der bis jetzt betrachteten Entwickelungweise der Anurenwirbelsäule spielt die Chorda bis in die spätesten Stadien hinein eine nicht unbeträchtliche Rolle, und die aus dem skelettbildenden Gewebe sich entwickelnden Bestandteile des fertigen Wirbels bauen sich um

die Chorda herum auf. GEGENBAUR nannte diesen Wirbeltypus, der charakteristisch ist für Rana, Bufo, Hyla etc., daher auch den perichordalen. Schon bei diesem fiel das Hauptgewicht bei der Wirbelbildung den dorsalen, knorpeligen Elementen zu; aber in noch viel höherem Grade ist das bei dem epichordalen (GEGENBAUR) Typus (Notocentra, GADOW) der Fall, nach welchem die Wirbelsäule von Pipa, Xenopus, Bombinator, Pelobates, Discoglossus, Alytes etc. gebaut ist.

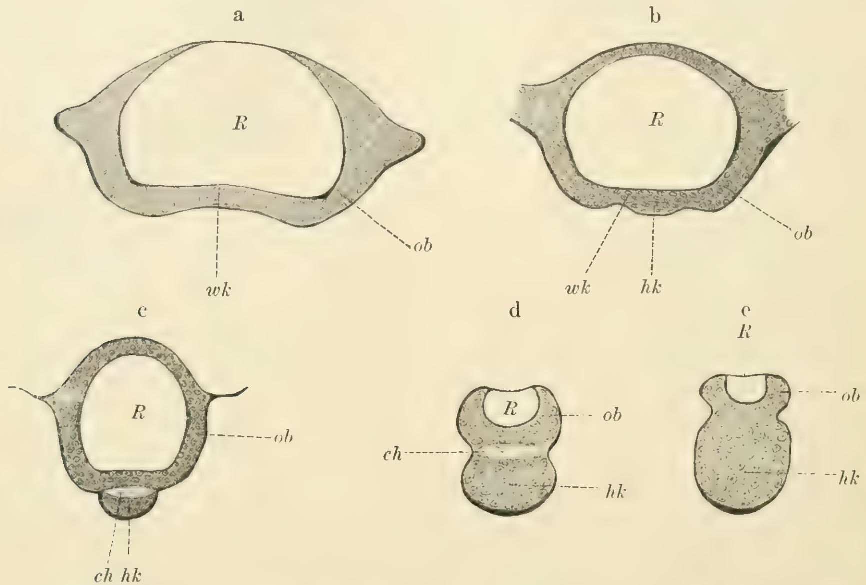


Fig. 286 a—e. Querschnitte durch die Wirbelsäule einer 15 mm langen Larve von Pipa. Fig. 286 a durch die mittlere, Fig. 286 b durch die hintere Rumpfgegend, Fig. 286 c, d, e durch das Steißbein. Fig. 286 a ist der am weitsten kranial, Fig. 286 e der am weitesten kaudal gelegene Schnitt. Fig. 286 a, b 45mal, Fig. 286 c, d, e 60mal vergrößert. *ob* obere Bögen. *hk* hypochordaler Knorpel. *ch* Chorda (in Rückbildung). *R* Medullarkanal. *wk* Wirbelkörper, eine Platte darstellend, die nur durch die verschmolzenen Basen der oberen Bögen gebildet wird (epichordaler Typus). Die dem Knorpel bereits vielfach aufliegenden Knochenscherben sind durch einen tiefdunklen Farbenton angedeutet.

Allerdings sind die beiden Bildungsarten durch Uebergänge miteinander verknüpft. So findet sich bei Xenopus (RIDEWOOD 1897, SCHAUINSLAND) der hypodordale Knorpel in der ganzen Ausdehnung der Wirbelsäule, ja an dem ersten Wirbel vereinigt er sich sogar mit dem von den oberen Bögen stammenden Knorpel, so daß die Chorda hier noch völlig von ihm eingeschlossen wird; bei anderen wird er in der Rumpfregion aber gänzlich unterdrückt und durch Bandmasse ersetzt, so daß er allein nur noch am Urostyl (siehe weiter unten) vorkommt.

Mag dem aber sein, wie ihm wolle, für die ganze Formenreihe ist es charakteristisch, daß die Chorda in früheren oder späteren Stadien gänzlich rückgebildet und von dem fertigen Wirbel völlig ausgeschaltet wird. Sie ist anfangs zwar wie gewöhnlich von der Chordascheide und auch von einer mehr oder minder dicken skeletoblastischen Schicht seitlich und ventral umgeben, bald aber haftet sie der dorsalen Knorpelmasse nur wie ein loses Band noch an, verschwindet dann aber ganz, und die geringen Reste des sie noch umgebenden Bindegewebes oder Knorpels werden dem dorsalen Wirbelteil zugefügt (vergl. Fig. 286 a—e).

Die Wirbel und die Gelenke werden daher so gut wie ausschließlich nur aus dem anfangs an der oberen Seite der Chorda entstandenen Knorpel gebildet. Die Wirbelkörper stellen meistens breite Platten dar (Fig. 286a, b, 292), von denen sich die Bögen erheben. Die Verknöcherung beginnt bei ihnen von zwei (!) Centren aus, von denen das eine an dem vorderen, das andere an dem hinteren Ende der Wirbelkörperplatte gelegen ist.

Schließlich haben wir noch die Entwickelung des Steißbeines — Urostyls oder Os coccygis — jenes langen schwertförmigen Knochens an dem distalen Wirbelsäulenende zu betrachten, die sowohl bei den Formen mit perichordaler als auch bei denen mit epichordaler Wirbelsäule in derselben Weise verläuft (Dugès, Gegenbaur, Gadow). Auch dieser Teil des Axenskelettes wird von einer dorsalen und einer ventralen Knorpelmasse gebildet, die jedoch viel voluminöser ist als im Rumpf. Anfangs besteht der dorsale Knorpel noch aus zwei getrennten Längsstreifen; dann verschmelzen diese nicht nur untereinander, sondern auch mit dem ventralen Knorpel, so daß die erst noch völlig intakte Chorda ringsum gänzlich eingeschlossen ist.

Je weiter nach dem distalen Ende, in desto höherem Grade überwiegt der ventrale Knorpel (Fig. 286c, d, e), so daß der Urostyl schließlich nur allein von ihm gebildet wird. Innerhalb des dorsalen verläuft das dünne Medullarrohr, das aber gegen Ende des Larvenlebens degeneriert und schließlich völlig reduziert wird, während der leere Spinalkanal aber erhalten bleibt. Ebenso verschwindet die Chorda samt ihrer Scheide, so daß dorsaler und ventraler Knorpel dann völlig miteinander verlöten. An ihm lassen sich mit Ausnahme von zwei, am vordersten Ende des Urostyls, die sich namentlich durch die gesonderten oberen Bögen als solche dokumentieren, keine weiteren getrennten Wirbel unterscheiden. Das ganze letzte Knorpelende entbehrt, abgesehen von den anfänglich noch deutlichen Nervendurchtritten, durchaus einer metameren Segmentation. Dennoch kann man mit Bestimmtheit sagen, daß eine ganze Reihe ursprünglicher Segmente zu seiner Bildung beigetragen haben (bei Bombinator wahrscheinlich 12 mit Einschluß der beiden vorderen Wirbel, Gadow).

Schließlich erhält der Urostylknorpel an seiner Peripherie einen dünnen Knochenbelag, der bereits beginnt, wenn die Chorda noch intakt ist, und allmählich wird er in einen einheitlichen Knochen übergeführt.

Das Axenskelett des Schwanzes, soweit dieser später bei der Metamorphose der Larven zum ausgebildeten Tier resorbiert wird, bleibt ein sehr primitives. Die Chorda stellt in ihm einen dicken Stab mit dünner Scheide dar, die von Bindegewebe umgeben ist, welches dorsal und ventral zur Umhüllung des Rückenmarkes und der Blutgefäße stärker anschwillt und festere Konsistenz besitzt. Im Querschnitt zeigen diese Verdickungen die Form eines Dreieckes, dessen Spitze sich in die dorsale bezw. ventrale Kaudalflosse hineinerstreckt. Knorpel ist nie vorhanden. —

Ueber den ersten Wirbel der Amphibien, den sog. Atlas, und seine Entwickelung sind die Ansichten bis jetzt noch nicht zur Uebereinstimmung gelangt. Er besitzt bei den Urodelen einen dem Dens des Epistropheus der Amnioten ähnlichen zahnartigen Fortsatz — Tuberculum interglenoidale Gaupp — von wechselnder Größe, der bei Amphiuma z. B. sehr groß, bei Proteus dagegen nur recht unbedeutend

ist; bei den Anuren ist von ihm meistens nur noch eine kleine Spur vorhanden, den Gymnophionen aber fehlt er ganz. Die Chorda durchzieht auch diesen Zahnfortsatz und wird in ihm in späteren Stadien in Chordaknorpel verwandelt.

Man hat nun die Meinung ausgesprochen, daß der Amphibienatlas nicht einen einzigen Wirbel darstellt, sondern daß der Wirbel selbst eigentlich dem 2. Halswirbel (Epistropheus) entspricht und der mit ihm verschmolzene Zahnfortsatz erst als der eigentliche Atlas zu deuten ist (C. K. HOFFMANN).

Auch sah man den odontoiden Fortsatz als den Körper eines „Proatlas“ an (COPE 1889) — dessen übrigen Bestandteile allerdings nirgends zur Beobachtung gelangt sind. GADOW wiederum hält ihn für einen besonderen Wirbelteil, dessen dorsalen Elemente wahrscheinlich mit den occipitalen Partieen des Schädels verschmolzen sind, und gelangt zu diesem Schluß namentlich deswegen, weil bei den Urodelen unmittelbar hinter dem Hinterhauptsbein oberhalb des Zahnfortsatzes und dicht vor dem Atlas noch ein Spinalnerv vorhanden ist (Nervus suboccipitalis, = Nervus spinalis I = Nervus proatlanticus, ALBRECHT), der bei Rana jedoch verloren gegangen ist, so daß der erste Spinalnerv des Frosches erst dem zweiten der Urodelen oder Bufo entspricht.

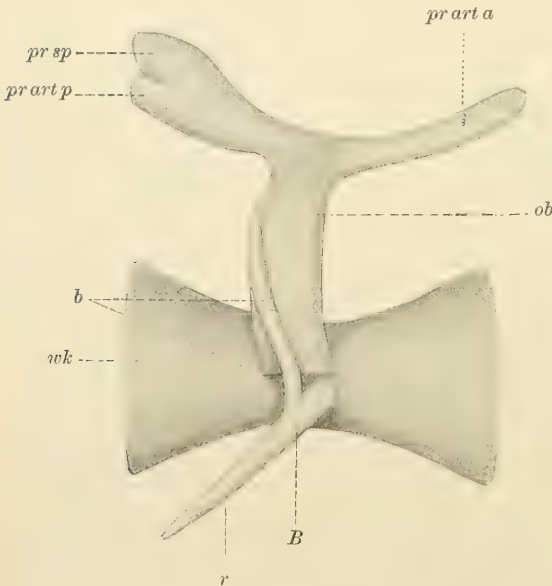


Fig. 287. Ansicht eines vorderen Rumpfwirbels von rechts und etwas von der Dorsalseite her gesehen von einer 43 mm langen Larve von Menobranchus lateralis. Nach einem Plattenmodell. *wk* Wirbelkörper. *ob* oberer Bogen. *r* Rippe. *B* Basalstumpf. *b* dorsaler Fortsatz desselben. *pr.sp.* Processus spinosus. *pr.art.a* u. *p* Processus articularis anterior und posterior. (Nach GÖPPERT.)

Demgegenüber glaubt PETER (1895) und mit ihm GEGENBAUR (1898), daß der Amphibienatlas sicher allein aus einem Wirbel entstanden sei. Bei der Bildung des Zahnfortsatzes dehnt sich nur der Chordaknorpel des ersten Rumpfwirbels kranial aus, wie denn auch seine Verknöcherung von diesem herrührt und nicht selbständig erfolgt. Jedenfalls aber ist der erste Wirbel der Lurche nicht homolog dem Atlas der Amnioten und besitzt auch nur äußere Aehnlichkeiten mit dem zweiten Wirbel der höheren Tiere. Der sog. Atlas der Amphibien entspricht einem Teil des Hinterhauptes der Amnioten, und der Atlas der letzteren kann nur erst dem dritten oder einem noch weiter kaudalwärts liegenden Wirbel der Amphibien gleichgestellt werden (PETER).

Durch die Ausbildung eines atlasartigen Wirbels sind die Amphibien die ersten in der Reihe der Wirbeltiere, bei denen die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule durch ein wirkliches Gelenk erfolgt.

Bei einigen Anuren, z. B. bei Ceratophrys, Breviceps, Brachycephalus (ADOLPHI), Pipa, Xenopus etc., findet teils konstant, teils ausnahmsweise eine sekundäre Verschmelzung der beiden ersten Rumpfwirbel statt, so daß der dadurch entstandene e i n e Wirbel den zwei gesondert gebliebenen der übrigen Anurenformen entspricht. Bei Pipa scheint übrigens diese Konkrescenz sich ontogenetisch kaum noch nachweisen zu lassen; wenigstens zeigt das Knorpelstadium schon keine Spur mehr davon (RIDEWOOD 1897).

Der Vollständigkeit wegen ist endlich noch zu erwähnen, daß auch bei den Amphibien eine H y p o c h o r d a oder S u b c h o r d a vorkommt (Fig. 278), und daß sie gerade bei diesen sehr sorgfältig untersucht worden ist (STÖHR 1895, FIELD 1895, BERGFELDT 1896). Die Hypochorda ist nach STÖHR bei Rana ebenfalls entodermalen Ursprunges und entsteht aus einer Leiste der dorsalen Darmwand. Man kann einen Rumpf- und einen Kopfabschnitt an ihr unterscheiden, von denen der letztere sich später entwickelt. Die Rumpfhypochorda schnürt sich, vom Kopf zum Schwanz vorschreitend, von der Darmwand allmählich ab, doch so, daß anfangs noch eine Anzahl von Verbindungsbrücken bestehen bleiben, die während einiger Zeit eine segmentale Anordnung erkennen lassen. Dann treten Hohlräume in der Hypochorda auf, die an einzelnen Stellen derart angeordnet sind, daß sie aus kaudalwärts umgebogenen Schläuchen zusammengesetzt erscheint. Damit ist der Höhepunkt in der Entwickelung erreicht, die Verbindungsbrücken schnüren sich von der Darmwand ab, und unter Abplattung und Auseinanderweichen ihrer Elemente bildet sich die Hypochorda völlig zurück. Bei Alytes (BERGFELDT) vollzieht sich die Entwickelung und Rückbildung der Hypochorda in den Grundzügen ebenso wie bei Rana, nur fehlt ihr ein Lumen, und auch der Kopfabschnitt läßt sich nicht konstant nachweisen.

Rippen. Die Rippen der Amphibien müssen nach ihrer Lagerung am horizontalen Myoseptum als o b e r e aufgefaßt werden und sind hierin den oberen Fischrippen, im besonderen also namentlich den Rippen der Selachier, homolog. Während letztere jedoch stets mit den unteren Bögen in direktem Zusammenhange stehen, ist dies bei den Amphibien und den Amnioten nicht der Fall, da sie immer den o b e r e n Bögen mit Hilfe von knorpeligen Querfortsätzen angefügt sind. Sie machen daher scheinbar eine Ausnahme von der durch GEGENBAUR aufgestellten Regel, deren Richtigkeit auch wir bisher anerkannt haben, „daß die Rippen Differenzierungen der u n t e r e n Bögen sind“. GOETTE kam daher zu dem Schluß, daß „bei den Amphibien die unteren Bögen den oberen homotyp, beide aber den Rippen nicht gleichwertig sind“. Die Rippen der Amphibien und der Amnioten wären demnach morphologisch ganz andere Gebilde wie die „Pleuralbögen“ der Fische oder die unteren Bögen in der Schwanzregion der höheren Wirbeltiere. Ihre „Rippen stellen keine selbständigen Bildungen dar, sondern sie wachsen i n c o n t i n u o mit den Querfortsätzen aus den o b e r e n B ö g e n hervor und gliedern sich erst später ab, können daher neben unteren Bögen bestehen“ (GOETTE). In der That finden sich am Schwanz der Urodelen knorpelige Querfortsätze, die von den Neural-

bögen entspringen, gleichzeitig mit den Hämalbögen (Fig. 290 und 291 b), wodurch namentlich auch Claus (1876) bestimmt wurde, untere Bögen und Rippen für völlig verschiedene Bildungen anzusehen.

Ganz derselben Ansicht waren auch Hasse und Born (1879), konnten aber ebenso wie Fick (1879) sich nicht mit der Goette'schen Anschauung einverstanden erklären, daß die Rippen der Amphibien

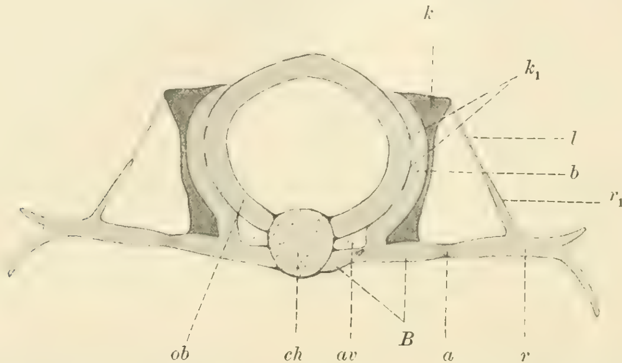


Fig. 288. Rumpfwirbel einer 43 mm langen Larve von Menobranchus in Flächenprojektion. *ch* Chorda. *ob* oberer Bogen. *B* Basalstumpf. *b* dorsaler Fortsatz desselben. *r* Rippe. r_1 dorsale Rippenspange. *l* Ligament zur Befestigung derselben. *a* Grenze zwischen Rippe und Basalstumpf. *k* und k_1 Knochengewebe. *av* Arteria vertebralis. (Nach Göppert.)

samt den Querfortsätzen als ein einheitliches Ganze aus den oberen Bögen hervorwüchsen, sondern behaupteten, „daß die Rippen nicht aus den oberen Bögen hervorsprossen, sondern sich selbständig anlegen und entwickeln“ (Fick).

Daß Rabl auch bei den Amphibien und Amnioten die Selbständigkeit der Rippen und ihre Unabhängigkeit von der Wirbelsäule betont, war schon bei den Selachiern angeführt worden. Dagegen muß hier noch die Auffassung Eimer's (1901) mitgeteilt werden, daß die Rippen als selbständige Verknöcherungen der zwischen den Muskelmetameren gelegenen Bindegewebsscheidewände zu betrachten seien, wodurch sie den (Muskel-)Gräten der Fische entsprächen, denen sie auch thatsächlich homolog wären. Sie stellten daher weder abgegliederte untere Bögen oder abgetrennte Querfortsätze dar, sondern gliederten sich vielmehr an diese oder an die Wirbelkörper oder auch an die oberen Bögen nachträglich erst an, während sie in anderen Fällen wiederum auch ganz frei bleiben könnten (Bauchrippen).

Knickmeyer (1891) lehnt zwar ebenfalls die Gegenbaur'sche Anschauung von der Differenzierung der Rippen aus dem unteren Bogensystem ab, beweist aber durch eine sorgfältige Untersuchung bei Triton, daß die Querfortsätze zwar in Anlehnung an die Neuralbögen, aber doch unabhängig von ihnen entstehen (was durch Göppert bestätigt wurde); sie können demnach nicht als einfache Auswüchse der oberen Bögen betrachtet werden.

Wie man sieht, liegt eine ganze Fülle von Anschauungen vor, aus denen man aber doch nicht klar entnehmen kann, wie die Rippen der Amphibien abzuleiten sind, ob sie den niederen Wirbeltieren gegenüber als völlige Neubildungen aufgefaßt werden müssen, oder ob sie doch an Zustände anknüpfen, die sich schon bei diesen finden.

In Bezug hierauf sei zunächst daran erinnert, daß wir bereits bei den Fischen vielfach eine gewisse Beweglichkeit und Plasticität der unteren Bögen antrafen, die offenbar von der Muskulatur und im Rumpf auch von den Contenta der Leibeshöhle in Abhängigkeit war. So konnte man ein allmähliches Emporsteigen der unteren Bögen in der Richtung vom Schwanze nach dem Kopfe hin mitunter bis zu den Basen der oberen Bögen und selbst noch weiter dorsalwärts an diesen hinauf beobachten (z. B. Torpedo, Rhodeus, Gasterosteus, Amia). Andererseits zeigte sich aber auch die Fähigkeit des unteren Bogensystems, in eine ventrale und eine dorsale Partie zu zerfallen (z. B. Laemargus, Amia).

Es ist demnach auch schon von vornherein zu erwarten, daß solche Verlagerungen und Veränderungen der unteren Bögen und damit auch der genetisch zu ihnen gehörigen Rippen ebenfalls bei den Amphibien stattfinden werden.

Der Nachweis hierfür ist nun auch thatsächlich von Göppert in einer vortrefflichen Arbeit (1896) gebracht worden, so daß es nun möglich ist, die bei den Amphibien vorkommenden Verhältnisse sofort an die bei den Fischen vorliegenden einfachen Zustände anzuknüpfen.

Fig. 289.

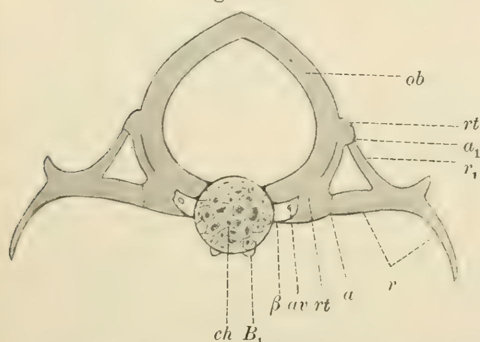


Fig. 290.

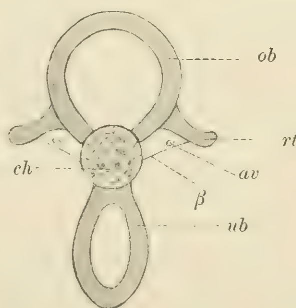


Fig. 289. Rumpfwirbel einer neugeborenen Larve von Salamandra maculosa in Flächenprojektion. *ch* Chorda. *ob* oberer Bogen. *rt* „Rippenträger". *r* Rippe. *a* Grenze zwischen ihr und dem Basalstumpf. r_1 dorsale Rippenspange. a_1 Grenze zwischen ihr und dem Rippenträger. *av* Arteria vertebralis. B_1 Rest der Basis des Basalstumpfes (ventrale Portion des unteren Bogens [Schauinsland]). β Knochenspange an Stelle des proximalen Teiles des Basalstumpfes. (Nach Göppert.)

Fig. 290. Zweiter Schwanzwirbel einer 23 mm langen Triton-Larve in Flächenprojektion. *ob* obere, *ub* untere Bögen. Erstere sind dorsal vom Neuralkanal, letztere ventral vom Kaudalkanal völlig miteinander verwachsen. *ch* Chorda. *rt* „Rippenträger". *av* Arteria vertebralis. β Knochenspange an Stelle des proximalen Teiles des Basalstumpfes. (Nach Göppert.)

Die Resultate der Göppert'schen Untersuchungen sind etwa folgende (Göppert 1898): Bei einem Vertreter der Urodelen, dem Menobranchus lateralis, findet sich in frühen Stadien (Larven von 23 mm) ventral vom oberen Bogen (Fig. 287) jederseits ein starkes Knorpelstück vom Wirbelkörper ausgehend, das lateral und etwas kaudalwärts gerichtet ist. Sein laterales Ende trägt die Rippe. Verfolgt man sein Verhalten gegen den Schwanz hin, so sieht man, daß er sich mit dem andersseitigen zu dem um den Kaudalkanal geschlossenen unteren Bogen (Hämalbogen) vereinigt; die Ansatzstelle der Rippe ist auch hier noch erkennbar durch einen gegen das Horizontalseptum gerichteten Vorsprung. Jenes Knorpelstück verhält

sich also ebenso wie der Basalstumpf der Selachier und ist diesem auch ohne Zweifel homolog, wie denn auch die Rippe in gleicher Weise wie bei den Selachiern am unteren Bogensystem Befestigung findet. Nur in einem Punkte beginnt sich eine Veränderung anzubahnen. Vom dorsalen Umfang des Basalstumpfes steigt nämlich ein Gewebsstrang empor (Fig. 287, 288), der sich dem oberen Bogen anlegt, von dessen Knorpel aber durch eine dünne Knochenscheide getrennt wird.

Bei älteren Embryonen (Fig. 288) hat sich dieser Strang zu Knorpel weiterentwickelt.

Vom Basalstumpf (Fig. 288) zieht demnach ein Knorpelstrang empor, der an die Außenfläche des oberen Bogens herantritt und an diesem eine Strecke weit dorsalwärts entlang läuft. An den meisten

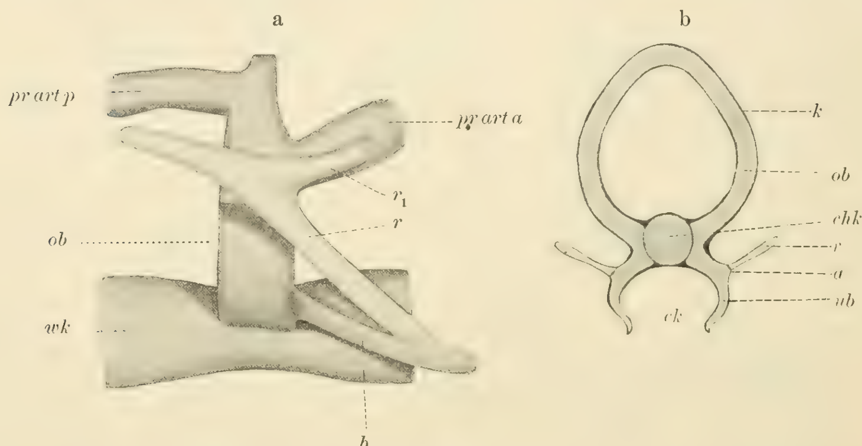


Fig. 291 a. Ichthyophis glutinosus. Junge Larve, Rumpfwirbel von rechts. Nach einem Plattenmodell. *ob* knorpelige Anlage des obereren Bogens und seiner Anhänge. *b* Basalstumpf. *r* Rippe. r_1 dorsale Rippenspange am vorderen Gelenkfortsatz (*pr. art. a.*) befestigt. *pr. art. p* hinterer Gelenkfortsatz. *wk* Wirbelkörper. (Nach GÖPPERT.)

Fig. 291 b. Ichthyophis glutinosus. Aeltere Larve. Zweiter Wirbel hinter dem After Flächenprojektion. *chk* Chordaknorpel. Der untere Bogen (*ub*) trägt noch eine Rippe (*r*). *a* Grenze zwischen Rippe und Bogen. *ob* oberer Bogen. *ck* Kaudalkanal. (Nach GÖPPERT.)

Stellen befindet sich zwischen den beiden Teilen eine Schicht Knochengewebe, jedoch sind in dieser mehrfach Fenster vorhanden, durch die hindurch ein Zusammenhang des Knorpels beider Bildungen besteht. Die Rippe ist nunmehr an einem kompliziert gebauten Skelettstück befestigt (Fig. 288), das GÖPPERT als Rippenträger (= Querfortsatz des erwachsenen Tieres) bezeichnet; in ihm ist der ursprüngliche Basalstumpf aufgegangen.

(Man wird diese durch GÖPPERT geschilderten Vorgänge sehr wahrscheinlich nicht unpassend vergleichen können, wie schon oben bemerkt wurde, mit der bereits bei den Fischen vorhandenen Fähigkeit des unteren Bogensystems, in eine dorsale und eine ventrale Partie zu zerfallen, von denen die erste bis zu den oberen Bögen hinaufrücken kann — wenn auch nicht so hoch wie bei den Amphibien, bei welchen schon allein das relative Größenverhältnis zwischen Wirbel-

körper und oberem Bogen ein solches Wandern viel mehr begünstigt — und im Rumpf die Rippe trägt, während das ventrale viel unbedeutender bleibt und reduzierter erscheint. Man vergleiche z. B. Fig. 238, 239 mit Fig. 288 u. 289; SCHAUINSLAND.)

An der Hand der bei Menobranchus erworbenen Kenntnisse läßt sich dann auch das Verhalten der Rippen anderer Urodelen verstehen. Bei den Salamandrinen (Fig. 289) ist der Anteil des Basalstumpfes am Aufbau des Rippenträgers (*rt*) bereits stark reduziert, selbst sein medialer, am Wirbelkörper befestigter Teil ist fast völlig geschwunden und durch eine dünne Knochenspange (β), die schon GOETTE (1875) beschrieben hatte, ersetzt. Nur hin und wieder kommen auch noch bei Salamandra Reste dieser ventralen Partieen des unteren Bogensystemes vor (B_1). Jedenfalls läßt der Rippenträger nicht ohne weiteres erkennen, daß er Bestandteile des unteren Bogensystems enthält, und namentlich lassen sich seine Beziehungen zu diesem am Schwanz kaum noch vermuten. Bei Triton z. B. (Fig. 290) findet man die Rippenträger der Rumpfregion als Querfortsätze wieder, die vom oberen Bogen abgehen, dabei aber von diesem oft noch durch eine Knochenschicht völlig gesondert sind. Ebenso wie am Rumpf besitzen sie am Wirbelkörper noch eine zweite Befestigung durch eine Knochenspange (β), die von dem unteren Bogen ganz getrennt ist.

Querfortsätze, die ebenso wie jene bei Triton am medialen Rand des Horizontalseptums enden, besitzt auch Menobranchus in der Schwanzregion, hier gehen sie aber vom unteren Bogen aus und liegen ventral von der Arteria vertebralis, während sie bei Triton dorsal von diesem Gefäß gelagert sind (Fig. 290). [Die Arteria vertebralis ist offenbar ein Sammelgefäß (GÖPPERT), das augenscheinlich aus den Anastomosen der Intercostalarterien, die jedenfalls ihrerseits identisch sind mit den ursprünglichen, zwischen den Ursegmenten verlaufenden Intersegmentalgefäßen, entstanden ist. Sie steht bei Proteus und Siren durch Vermittelung der Intercostalarterien noch in jedem Segment dauernd mit der Aorta in Verbindung. In der Reihe der übrigen Urodelen schwinden diese segmentalen Verbindungen jedoch allmählich.]

Man kann nun nach GÖPPERT annehmen, daß die Salamandrinen ursprünglich Querfortsätze besaßen, die denen von Menobranchus glichen, also von den unteren Bögen ausgingen. Später erhielten sie dann noch eine zweite Befestigung an den oberen Bögen; darauf ging ihr basales Stück verloren und wurde durch eine Knochenspange (β) ersetzt, die endlich ihre Verbindung mit dem Hämalbogen einbüßte, indem sie am Wirbelkörper dorsalwärts rückte.

Bezüglich des Verhaltens des Rippenträgers zum oberen Bogen ist es beachtenswert, daß diese beiden Teile bei Triton bereits in viel innigerer Verbindung stehen als bei Menobranchus und Salamandra, da die trennende Knochenschicht zwischen ihnen hier viel weniger ausgedehnt ist wie bei den beiden anderen Formen. Damit sind also schon Zustände angebahnt, wie sie bei den Sauriern bestehen, bei welchen der Rippenträger ganz mit dem oberen Bogen verschmolzen ist, einen Querfortsatz desselben darstellt, und nichts mehr darauf hinweist, daß ursprünglich fremde Bestandteile in den oberen Bögen aufgegangen sind.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Gymnophionen. Bei

jungen Larven von Ichthyophis glutinosa (Fig. 291 a) ist die Rippe an einem langen, als Processus transversus inferior (Wiedersheim) bezeichnetem, Knorpelstab (*b*), der vom oberen Bogen schräg nach vorn läuft und außerdem noch mittelst einer dorsalen Spange (r_1) auch an Teilen des oberen Bogens befestigt. Verfolgt man den Processus transversus inferior weiter kaudalwärts, so gewahrt man, daß er allmählich in die unteren Schwanzbögen, Hämalbögen, übergeht (Fig. 291 b); er ist demnach nur ein dorsal verlagerter Basalstumpf, eine Auffassung, die auch noch dadurch unterstützt wird, daß der Querfortsatz ebenso wie der Basalstumpf von Menobranchus ventral von der Arteria vertebralis collateralis liegt. Also auch hier kann die Rippenverbindung von den Zuständen bei den Selachiern abgeleitet werden.

Dasselbe ist auch bei den Anuren der Fall, bei denen die Rippen mit den langen Querfortsätzen der oberen Bögen verschmolzen sind (Fig. 292). Göppert glaubt nicht, daß jene Querfortsätze Bildungen ganz eigener Art, etwa Auswüchse der oberen Bögen darstellen, sondern hält sie ebenso wie bei den Gymnophionen für einfach

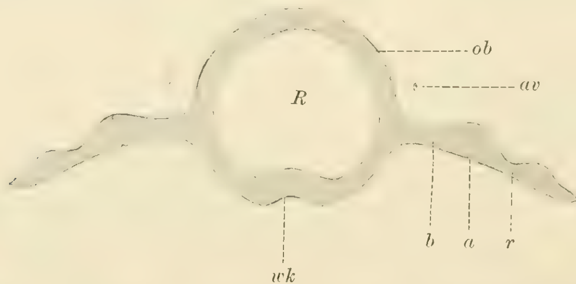


Fig. 292. Bombinator igneus. Junges Tier unmittelbar nach Beendigung der Metamorphose. Flächenprojektion des dritten Rumpfwirbels. *ob* oberer Bogen. *wk* Wirbelkörper (epichordaler Typus). *R* Medullarkanal. *b* Basalstumpf. *r* Rippe. *a* Grenze zwischen dieser und dem Basalstumpf. *av* Arteria vertebralis. (Nach Göppert.)

dorsal verschobene Basalstümpfe. Als ausschlaggebend hierfür sieht er ihre Lage zu der Arteria vertebralis an, die dem gleichbenannten Gefäß der übrigen Amphibien seiner Meinung nach homolog ist. (Nach G. Schöne, 1902, sind diese Arterien bei den Urodelen und den Anuren allerdings nicht ohne weiteres zu identifizieren, da sie bei den ersteren ventral, bei letzteren dorsal vom Spinalganglion verlaufen.) Der Querfortsatz der Anuren liegt nämlich gleich dem der Gymnophionen ventral von der Arterie, während der knorpelige Rippenträger der Salamandrinen dorsal von ihr sich befindet.

Göppert's Auffassung der Rippen der Amphibien geht also dahin, daß sie bei allen Ordnungen derselben, ebenso wie bei den Selachiern Abgliederungen des primitiven Basalstumpfes seien, also in genetischem Zusammenhang mit Teilen ständen, die zum unteren Bogensystem gehören, daß sie aber Verbindungen mit den oberen Bögen erhalten hätten. Bei keinem der heutigen Amphibien finden sich nach ihm ursprüngliche Verhältnisse der Rippenbefestigung, doch scheinen einige Stegocephalen, z. B. Microbrachis mollis und Diplovertebron punctatum, Rippen besessen zu haben, die an Basalstümpfen angeheftet waren, welche ihre primitive Lage an dem Wirbelkörper noch nicht aufgegeben hatten.

Die dorsale Verlagerung der Rippen und ihres Tragapparates steht nach GÖPPERT's Untersuchungen im Zusammenhang mit einer gleichsinnigen Verschiebung des horizontalen Myoseptums, wenigstens ist das bei den Urodelen und Anuren der Fall.

Bei den Urodelen, Gymnophionen und vielen Stegocephalen ist das proximale Rippenende gegabelt; es findet sich bei ihnen entweder eine ausgesprochene Zweiköpfigkeit, oder wenigstens eine dieser entsprechende Furche (Fig. 288, 289, 291a). GOETTE (1878, 1879) sah nun bei jungen Salamandern und Tritonen, daß sich die dorsale Spange dieser gegabelten Rippen gesondert anlegt, sich dann erst dem Hauptteil der Rippen anfügt und dabei bisweilen sogar ihre Selbständigkeit nicht völlig einbüßt, sondern distal mit einem freien Ende ausläuft. Er faßt daher die Amphibienrippen — ebenso wie auch schon AUGUST MÜLLER (1853) — als eine Doppelbildung auf.

Auch KNICKMEYER fand bei Triton in der oberen Spange das Auftreten hyaliner Grundsubstanz getrennt von dem Knorpelgewebe der eigentlichen Rippen.

GÖPPERT beobachtete ebenfalls wohl hin und wieder eine selbständige Entwickelung der dorsalen Spange, hält diese Fälle aber nur für Rückbildungserscheinungen. Die dorsale Spange tritt nach ihm in der Regel als ein kleiner Fortsatz der Rippe auf, der erst später, sich dorsalwärts ausdehnend, den Rippenträger erreicht; der ventrale Teil des proximalen Rippenabschnittes geht in jeder Hinsicht dem dorsalen voran. Die Zweiköpfigkeit der Urodelenrippe ist nach GÖPPERT nur so zu erklären, daß die dorsale Spange auch phylogenetisch einen einfachen Auswuchs der Rippe vorstellt, der im Dienst einer sekundären Befestigung derselben an der Wirbelsäule entstanden ist.

Immerhin erscheint es auch nach diesen Untersuchungen noch wünschenswert, dem Problem der gegabelten Amphibienrippen auch fernerhin noch nachzugehen; unbeschadet der Richtigkeit der GÖPPERTschen Angaben könnte bei der Beteiligung zweier Sklerotomhälften an dem Aufbau jedes Wirbels dieser Vorgang doch von Einfluß auf die Entstehung der Zweiköpfigkeit sein.

Mancherlei deutet darauf hin, daß die Rippen der heute lebenden Amphibien in Hinsicht auf ihre Vorfahren in Rückbildung begriffen sind. Sie sind kurz und wenig gewölbt und dienen kaum zur Umschließung der Leibeshöhle. Bei den Anuren fehlen sie sogar zum größten Teil und sind nur auf wenige Wirbel beschränkt. (So kommen z. B. bei der Larve von Pipa und Xenopus nur an zwei Wirbeln distinkte Rippen vor, die später mit dem sie tragenden Basalstumpf zu langen „Processus transversi“ verschmelzen. RIDEWOOD 1897.) Man kann mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen, daß ehemals die vorderen Rumpfrippen ganz erheblich länger gewesen sein müssen, als es jetzt der Fall ist, und gelangt damit zur Möglichkeit, gewisse „bauchrippenähnliche“ Knorpelbildungen, welche von GOETTE (1877) in oberflächlichen Schichten der Bauchmuskulatur den ventralen Enden eines (Bombinator) oder auch mehrerer Paare von Transversalsepten eingelagert aufgefunden wurden, als die Produkte ehemals vorhandener, jetzt aber reduzierter Rippen aufzufassen. Diese Anschauung GEGENBAUR's wird von GOETTE selbst nicht geteilt. Dieser bestreitet auch, daß man von einem costalen **Sternum**

bei den Amphibien sprechen dürfe, wie es CUVIER, DUGÈS, GEGENBAUR, PARKER, RUGE thun.

Nach GEGENBAUR sind die mit dem Schultergürtel in Verbindung getretenen sternalen Knorpelstücke nicht als isolierte, in loco entstandene Teile zu betrachten, sondern als Gebilde anzusehen, welche ihre Entwickelung Rippen verdanken, mit denen früher noch ein unmittelbarer Zusammenhang bestand, der im Laufe der Phylogenese jedoch verloren ging.

Amnioten.

(Reptilia, Aves, Mammalia.)

Hauptsächlichste Litteratur. **Reptilien:** RATHKE 1839, 1848, 1866; HYRTL 1853; GEGENBAUR 1862, 1867, 1898; C. K. HOFFMANN 1878, 1879; ALBRECHT 1880, 1883; BAUR 1886, 1895; v. EBNER 1888, 1892; CORNET 1888; CORNING 1891; GADOW 1896; GOETTE 1897; MÄNNER 1899; SCHAUINSLAND 1900; HOWES u. SWINNERTON 1901; BALDUS 1901. **Aves:** REMAK 1855; JÄGER 1858; GEGENBAUR 1862, 1867, 1871; SCHWARCK 1873; FRORIEP 1883; GADOW 1891, 1896; MÄNNICH 1902. **Mammalia:** SCHWEGEL 1858; ROBIN 1864; HASSE 1873; HASSE und SCHWARCK 1873; ROSENBERG 1875, 1883, 1896, 1899; LÖWE 1879; LEBOUCQ 1880; HOLL 1882; FRORIEP 1886; MACALISTER 1893, 1894; O. SCHULTZE 1896, 1897; HAGEN 1900; WEISS 1901; BARDEEN 1904; ADOLPHI 1905. **Rippen:** GEGENBAUR 1867; CLAUS 1876; C. K. HOFFMANN 1878, 1879; BLESSIG 1885; HATSCHEK 1889; HAYCRAFT 1890; DOLLO 1892; RABL 1892; GOETTE 1900; SCHÖNE 1902. **Sternum:** RATHKE 1838, 1853; BLANCHARD 1859; PARKER 1868; GEGENBAUR 1876; GOETTE 1877; C. K. HOFFMANN 1879; RUGE 1880; SCHAUINSLAND 1900; FÜRBRINGER 1900; PATERSON 1900, 1904; MARKOWSKI 1902, 1905; EGGELING 1904.

Es wird sich empfehlen wegen der vielen gemeinsamen Züge die Amnioten im Zusammenhange zu betrachten und zwar unter vornehmlicher Berücksichtigung der Reptilien; es erscheint dies auch schon dadurch geboten, weil in den letzten Jahren das Studium der Wirbelsäulenentwickelung bei den Vögeln und Säugetieren, seit den sorgfältigen Arbeiten FRORIEP's, weniger Beachtung gefunden hat, namentlich auch in Bezug auf die neuen Probleme, die bei den übrigen Vertebraten zu so lebhaften Erörterungen geführt haben.

Alle Amnioten stimmen darin überein, daß bei ihnen im Gegensatz zu den niederen Vertebraten die Chorda an Bedeutung sehr verloren und ihre ursprüngliche Funktion, als Stützorgan zu dienen, so gut wie völlig eingebüßt hat. Angelegt wird sie freilich noch immer in ebenderselben Weise, wie wir es bei den übrigen Abteilungen sahen; ihre anfangs protoplasmatischen Zellen werden vakuolisiert, ein Vorgang, der zunächst in der Nähe des Kopfes beginnt, um darauf nach dem Schwanz hin weiter fortzuschreiten; die Chorda bildet dann in gewissen jugendlichen Stadien einen fortlaufenden Stab von ziemlich gleichmäßiger Dicke, an dem Einschnürungen oder andere Veränderungen (Fig. 299) sich noch nicht bemerkbar machen. Entsprechend der geringen Bedeutung der Chorda für den Aufbau der Wirbelsäule gegenüber dem von den Ursegmenten abstammenden Bildungsmaterial tritt auch die Entwickelung ihrer Scheide recht zurück. Man kann in der Regel nur eine einzige unterscheiden, deren Dicke stets sehr gering bleibt. In ihrem Aussehen gleicht sie der Elastica (externa) der anderen Vertebraten, und man wird sie dieser auch wahrscheinlich geichzusetzen haben; doch wäre eine genauere Untersuchung ihrer Herkunft erwünscht, da auch bei den Amnioten eine Rindenschicht der Chorda (Chordaepithel) vorhanden ist, und es somit nachzuweisen wäre, warum diese im Gegensatz zu den

niederen Wirbeltieren es hier zur Abscheidung einer Faserscheide nicht bringt.

Nur bei Sphenodon kann man an günstigen Präparaten älterer Embryonen (und auch größerer Tiere) namentlich in der Intervertebralregion eine äußere, ganz dünne und eine innere, mehr voluminöse Schicht der Chordascheide entdecken, die man als elastische und als Faserscheide anzusprechen haben wird, so daß sich hier also noch Verhältnisse finden, die zu Zuständen bei Urodelen, unter welchen ja auch Formen mit sehr schwach entwickelter Chordascheide vorkommen, herüberleiten (Schauinsland).

Bei Sphenodon liegen in der centralen Chordaachse junger Embryonen eigentümliche dünne, schlauch- oder stabförmige Partikel von oft nicht unbedeutender Länge, die vielleicht als Rudimente eines Chordastranges, wie wir ihn bei den niederen Wirbeltieren vorfanden, zu deuten sind (Schauinsland).

Die Cylinderform der Chorda wird durch die Wachstumsvorgänge der perichordalen Elemente bei der Entwickelung der Wirbelkörper und der intervertebralen Partieen bald stark beeinflußt.

In ähnlicher Weise wie bei Lepidosteus und den Amphibien wird die Chorda bei der Ausbildung der Gelenkverbindungen an den Wirbelkörpern intervertebral komprimiert, und zwar kann man feststellen (bei Anguis, Goette 1897), daß die erste Zusammenschnürung durch den wachsenden Gelenkkopf hervorgerufen wird. Die Einschnürung erfolgt entweder ziemlich gleichmäßig konzentrisch (z. B. bei Lacerta) oder nur von beiden Seiten her (z. B. Anguis), so daß dann die Chorda ein schmales hohes Band darstellt, durch welches Gelenkkopf und Pfanne in zwei Hälften getrennt sind. Allmählich wird die Chorda an diesen Stellen fadendünn (Fig. 293), um dann schließlich intervertebral gänzlich zu verschwinden, wodurch der ehemalige kontinuierliche Chordastab in einzelne Teilstücke zerlegt ist, deren Zahl mit der Wirbelzahl übereinstimmt. Die vertebralen Chordareste sind kranial breit und rund, kaudal schmal und spitz (Fig. 293). Von dem dünnen, hinteren Ende aus findet dann die weitere Verkürzung statt, so daß die Chorda bald nur die vordere Hälfte des Wirbelkörpers einnimmt (Goette 1897). Ein völliges Schwinden auch der vertebralen Chorda tritt später in der Regel ein (bei Lacerta z. B. nach Ablauf des ersten Jahres [Gegenbaur 1862]).

Bei jenen Reptilien, denen eine gelenkige Verbindung der Wirbelsäule nicht zukommt, den Ascalaboten und Sphenodon, zieht die Chorda dauernd durch die ganze Wirbelsäule. In jungen Stadien paßt sie sich dabei der amphicölen Form der Wirbelkörper vollkommen an und füllt die hohlen Doppelkegel derselben aus. Sie ist in der Mitte der Wirbelkörper am dünnsten und schwillt intervertebral nicht unbeträchtlich an; in dieser Hinsicht stehen jene Reptilien also in starkem Gegensatz zu den übrigen, und erinnern an viel niedrigere Formen, die Perennibranchiaten. Später allerdings wird durch das centripetale Vordringen der intervertebralen Wirbelsäulenelemente die Chorda zwischen den einzelnen Wirbeln mehr oder weniger stark zurückgedrängt (Fig. 306) und seitlich zusammengepreßt, was an den Schwanzwirbeln älterer Tiere so weit gehen kann, daß sie hier fast oder sogar völlig durchtrennt wird (Goette).

Endlich ist noch zu erwähnen, daß bei vielen Reptilien, in ausgezeichneter Weise z. B. bei den Geckonen und bei Sphenodon, in der Mitte der Wirbel ein Chordaknorpel vorkommt, in ganz ähnlicher Weise, wie es früher bei den Urodelen beschrieben wurde. Schon 1862 leitete ihn GEGENBAUR aus der Umwandlung der Chordazellen selbst her. Von GADOW (1896) wurde dieses entschieden — für Gecko und Sphenodon jedoch zweifellos mit Unrecht — bestritten. Neuere Untersuchungen bei Sphenodon (SCHAUINSLAND 1900) haben aber die Richtigkeit der GEGENBAUR'schen Ansicht vollständig erwiesen. Bei diesem Objekt nehmen genau in der Mitte des

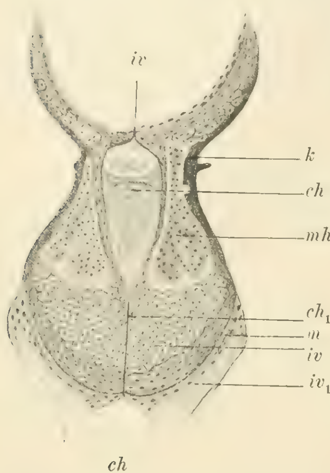


Fig. 293. Frontalschnitt durch einen Schwanzwirbel von Anguis fragilis nach GOETTE. *ch* Chorda (in Rückbildung), ch_1 fadenförmig verdünnter Rest derselben innerhalb des Gelenkkopfes (*iv*). iv_1 Gelenkpfanne. *m* künftige Gelenkhöhle. *k* periostaler Knochen. *mh* Markhöhle.

Wirbels die peripheren Chordazellen, vom Chordaepithel aus beginnend (Fig. 309), zuerst an der ventralen, bald darauf auch an der dorsalen Seite ein knorpel-, später knochenartiges Aussehen an; sie bilden zunächst einen schmalen Ring, der sich bald verdickt und die Chorda an dieser Stelle einengt, später aber — namentlich an den Schwanzwirbeln — zu einer geschlossenen Scheibe wird, welche die Chorda in jedem Wirbel vollständig in zwei Teile zerlegt (Fig. 307 a). Von HOWES und SWINNERTON (1901) wurden diese Beobachtungen für Sphenodon und Gecko bestätigt, für Lacerta jedoch die Möglichkeit, daß GADOW's Angaben vom ektochordalen Ursprung des Knorpels richtig seien, zugegeben. Bezüglich des letzten Punktes ist aber zu bemerken, daß es sich wahrscheinlich bei Lacerta gar nicht um einen „Chordaknorpel" handelt, sondern daß hier nur bei dem allmählichen Verschwinden des vertebralen Chordarestes der Knorpel des Wirbelkörpers nach innen wächst und das Gewebe der Chorda unter Einschnürung ihrer Scheide bis zum völligen Schwund zusammenpreßt. —

Die Vögel zeigen in dem Verhalten der Chorda sehr große Aehnlichkeit mit den Reptilien (abgesehen von den zuletzt genannten Formen). Besitzt in jungen Stadien die Chorda, welche anfangs ebenfalls völlig cylinderförmig war, eine Zeit hindurch intervertebral zwar auch einen etwas größeren Durchmesser als vertebral (Fig. 320) — wie es FRORIEP (1883) vom Huhn nachwies — so zeigt später, ebenso wie bei den Reptilien (beim Huhn etwa am 10. Bebrütungstage — GEGENBAUR 1862), das innerhalb eines Wirbelkörpers verlaufende Chordastück eine mittlere Erweiterung. Hierzu treten noch nach den Wirbelenden hin zwei kleinere Ausbuchtungen, so daß auf eine Wirbelkörper drei erweiterte und vier verengerte Strecken der Chorda kommen; zwei der letzteren sind mit den benachbarten Wirbelkörpern, da sie intervertebral liegen, gemeinsam. Die mittlere Anschwellung bleibt während des ganzen Embryonallebens bestehen; zwischen den Wirbelkörpern dagegen geht die Chorda schon vorher während der

Gelenkbildung verloren. (Nur unbedeutende Reste von ihr erhalten sich anfangs auch noch innerhalb der Zwischenwirbelbandscheiben; sie liegen dort in einen longitudinalen Strang eingeschlossen, der die einzelnen Wirbelkörper als „Ligamentum suspensorium“ verbindet — G. Jäger 1858; dieses Verhalten erinnert übrigens an die Krokodile.)

Der vertebrale Chordarest wandelt sich nach Gegenbaur (1862) ungefähr um die Zeit des Ausschlüpfens in Knorpelzellen um, wobei die Scheide verloren geht; leider ist aus seinen Angaben dabei aber nicht zu ersehen, ob dieser Knorpel dem vorher besprochenen Chordaknorpel der Reptilien direkt zu vergleichen ist — was allerdings recht wahrscheinlich ist — oder nicht. Durch die Markbildung im Wirbelkörper wird schließlich auch dieser Knorpel aufgelöst, und damit ist dann jede Spur der Chorda verschwunden. —

Bei den Säugetieren endlich erfolgt der Schwund der Chorda am frühzeitigsten von allen Wirbeltieren, und zwar geht sie, entsprechend der raschen Ausbildung kompakter knorpeliger Wirbelkörper, am ehesten vertebral verloren, während Reste von ihr intervertebral lange, selbst das Leben hindurch bestehen können, also gerade das umgekehrte Verhalten wie bei den Sauropsiden zeigen. Anfangs besitzt die Chorda noch eine wohlausgebildete Scheide und bietet eine kurze Zeit hindurch ein rosenkranzförmiges Aussehen, indem sie eine beträchtliche Anschwellung intervertebral und eine geringere in der Wirbelmitte aufweist (L. Löwe 1879).

Die Verbindungsbrücken dieser Erweiterungen schwinden rasch völlig, aber auch der dann übrig bleibende spindelförmige, vertebrale Chordarest geht beim ersten Auftreten der Verknöcherungspunkte gänzlich verloren (Fig. 322, 323). (In den lange Zeit knorpelig bleibenden Teilen der Wirbelsäule, z. B. im Steißbein und im Zahnfortsatz des Epistropheus, erhalten sich beim Menschen jedoch noch bis nach der Geburt vertebrale Chordaspuren; O. Schultze.)

Intervertebral bleibt die Chorda nicht nur bestehen (Fig. 322, 323), sondern sie wuchert dort geradezu, wobei sie die Neigung zeigt, mit dem sie umgebenden Bindegewebe nach Verlust ihrer Scheide zu verschmelzen (Leboucq 1880).

Der Nucleus pulposus oder gelatinosus des Intervertebralligamentes (Zwischenwirbelscheibe) älterer Tiere besteht jedenfalls aus solchen gemeinschaftlichen Wucherungen der Chorda und des ihr nächst anliegenden Gewebes. G. Jäger ist wohl im Recht, wenn er prinzipiell den Gallertkern des Meniscus der Säugetiere mit dem — oben erwähnten — intervertebralen Längsband der Vögel vergleicht.

Ueber das vordere Ende der Chorda und ihr Verhalten innerhalb des Schädels vergleiche man die Arbeiten von Mihalkovics (1875), Froriep (1882), Kann (1888), Carius (1888), Keibel (1889), Schauinsland (1900) u. A., sowie die Abhandlung von Gaupp über die Entwickelung des Schädels in diesem Handbuch.

Auch die Amnioten besitzen einen Chordastab (V. Schmidt), d. h. das letzte Ende der Chorda wird bei ihnen nicht vakuolisiert, sondern während der Zeit seines Bestehens dauernd aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt. Dabei krümmt sich nicht selten dieser Chordaabschnitt nach der einen oder der anderen Seite (Reptilien) oder spaltet sich auch (Fig. 294). Bei den Säugetieren hat er

meistens einen geschlängelten Verlauf und wickelt sich dann schließlich zu einem Knötchen auf.

Schon von den Teleostiern an war die Chorda am Schwanzende etwas länger als die Anlage der knorpeligen Wirbelsäule. Diese Tendenz zur Reduktion des Achsenskelettes tritt bei den Amnioten noch deutlicher hervor. M. Braun (1881 und 1882) wies an Vogelembryonen (Wellenpapagei, Ente, Taube, Sperling) nach, daß das

Fig. 294.

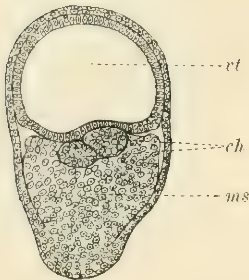


Fig. 295.

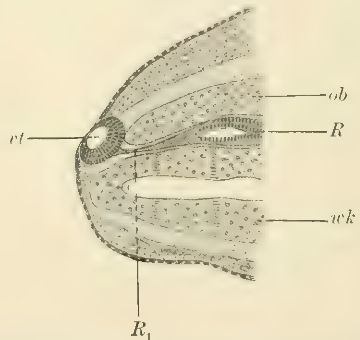


Fig. 294. Querschnitt durch das hinterste Schwanzende eines 2 cm langen Embryos von Puffinus cuneatus bei 64-maliger Vergrößerung. *ch* das gespaltene Chordaende. *vt* die blasenartige Anschwellung des hintersten Abschnittes des Medullarrohres (Ventriculus terminalis).

Fig. 295. Sagittaler Längsschnitt durch das hinterste Körperende eines älteren Embryo von Spheniscus demersus. *wk* Wirbelkörper. *ob* obere Bögen. *R* Rückenmark. *vt* eigentümliche, kugelförmige Anschwellung des Rückenmarks, bereits außerhalb des letzten oberen Bogens liegend. R_1 solider Nervenstrang, der die Anschwellung mit dem Rückenmark verbindet.

letzte Chordaende, das Chordastäbchen, später völlig resorbiert wird. Er berichtet ferner (1882, nachdem schon E. Rosenberg 1875 bei einem menschlichen Embryo gefunden hatte, daß sich die Chorda noch jenseits des letzten Wirbels erstrecke), daß bei einer Reihe Säugetierembryonen ebenfalls am äußersten Schwanzende Wirbel nicht mehr vorhanden seien, sondern daß dort die Chorda allein sich in kleinen eigentümlichen (schon von Ecker, Stieda und Rosenberg gesehenen) Anhängen, die er Schwanzknöpfchen oder Schwanzfäden nennt, welche später einem völligen Schwunde anheimfielen, befände.

Derartige „Schwanzknöpfe" kommen übrigens auch in bestimmten Stadien der Entwickelung bei Reptilien (Lacerta vivipara, Tropidonotus natrix etc.; Schauinsland) und Vögeln vor (M. Braun, Schauinsland). Namentlich bei letzteren sind sie von bedeutender Größe, wenn auch nicht so scharf abgesetzt wie bei den Mammalien, Die Grenze zwischen dem, mitsamt der in ihm enthaltenen Chorda der Resorption anheimfallenden und dem bleibenden Schwanzabschnitt wird durch den Ventriculus terminalis (W. Krause), jene blasenartige Erweiterung am Ende des Medullarrohres, gebildet (Fig. 294). Diese ist bei einigen Vögeln (Spheniscus demersus, Puffinus cuneatus) von ganz erstaunlicher Größe (Fig. 294, 295; Schauinsland 1890) und findet sich selbst bei ganz alten Embryonen an der äußersten Schwanz-

spitze außerhalb des letzten Wirbels; in dieser Zeit steht er dann nur noch durch einen ziemlich dünnen und fast ganz soliden Strang mit dem Rückenmark in Verbindung (Fig. 295). Da von ihm aus äußerst zahlreiche und beträchtlich dicke Nervenstränge in das Schwanzknöpfchen abgehen, so könnte man geneigt sein, dabei an ein embryonales Sinnesorgan zu denken, eine Vermutung, die auch Braun bereits beim Wellensittich aussprach.

Die Neigung zur Verkürzung der kaudalen Wirbelsäule findet auch ihren Ausdruck in der häufig zur Beobachtung gelangenden Verschmelzung der letzten Schwanzwirbel zu einem Urostyl; ein solcher findet sich nicht nur — mit wenigen Ausnahmen — regelmäßig bei den Vögeln, sondern in geringerem Maße auch bei Mammalien, z. B. beim Schaf und Schwein (M. Braun 1882, R. Bonnet 1888).

Zu bemerken ist endlich noch, daß sich die Rückbildungserscheinungen und namentlich die zu lang angelegte Chorda nicht etwa, wie man vielleicht meinen sollte, am meisten bei Tieren mit

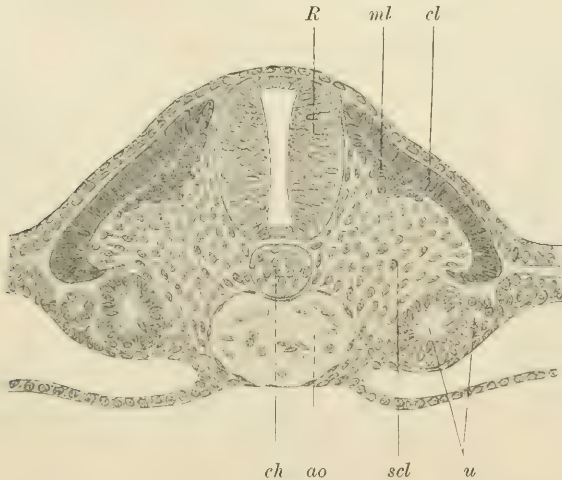


Fig. 296. Querschnitt durch den Rumpf eines jungen Embryos von Sphenodon. Vergr. 90mal. Der Schnitt geht etwa durch die Mitte eines Ursegments. *cl* Cutislamelle, *ml* Muskellamelle des Ursegments. *scl* Sklerotom. *ao* Aorta. *ch* Chorda. *R* Rückenmark. *u* Urnierengänge.

kurzen Schwänzen finden, sondern daß sie im Gegenteil in größter Ausbildung bei langschwänzigen Arten vorkommen, und vielleicht gerade deswegen, weil bei diesen der Reduktionsprozeß noch am lebhaftesten in Fluß ist (M. Braun). —

Charakteristisch für alle Amnioten ist es, daß von vornherein die Anlage des Sklerotoms außerordentlich zellenreich ist, und daß somit der von den Ursegmenten abstammende Anteil des axialen Skelettes den chordalen gleich von frühen Stadien an bedeutend überwiegt. Sie stehen dadurch im Gegensatz zu der Mehrzahl der Anamnier, wenngleich sich auch bei einigen von diesen, so namentlich bei den Rajiden und Anuren, schon Anklänge an die hier vorliegenden Verhältnisse finden.

Die Entstehung des Sklerotoms selbst weicht im Prinzip nicht von der Entwickelungsweise ab, wie sie bei den Anamniern vorkommt.

Während bei diesen jedoch meistens nur ein verhältnismäßig kleiner Abschnitt der Ursegmente für seine Bildung verbraucht wird, findet bei den Amnioten der größte Teil der inneren, der Chorda und dem Rückenmark zugewendeten Ursegmentlamelle nach den neuesten Schilderungen (siehe Maurer, p. 28 in III, [1] dieses Handbuches) sogar deren gesamte Masse für diesen Zweck Verwendung. Gleichzeitig beteiligt sich an der Bildung der Sklerotome aber auch der sogenannte „Urwirbelkern", d. h. jene für die Amnioten charakteristische Zellmasse, die die Ursegmenthöhle in gewissen Stadien zum größten Teil ausfüllt. Sie steht ursprünglich mit der medialen Ursegmentlamelle in Beziehung und wuchert von der inneren und unteren Ursegmentkante aus derart, daß sie später auch mit den übrigen Wänden des Ursegments, mit Ausnahme der lateralen, welche der Epidermis zugewendet ist, verschmilzt und somit die Ursegmenthöhle bis auf einen kleinen Spalt verdrängt (Remak). Jener Urwirbelkern wird nun zusammen mit der medialen Ursegmentwand als Sklerotom abgestoßen, und es ist daher einleuchtend, daß dieses bei den Amnioten schon von Anfang an ungemein viel zellenreicher sein muß als bei den Anamniern (Fig. 296).

Die einzelnen Sklerotome sind anfangs meistens noch scharf voneinander gesondert; bei vielen Formen bleiben ihre Grenzen, welche die direkten medialen Fortsätze der Zwischenräume zwischen den Myotomen sind, abgesehen von den medialen Partieen, auch später deutlich erkennbar, und zwar nicht allein durch die Lage der intersegmentalen Blutgefäße (Fig. 297), sondern auch durch eine charakteristische Anordnung der Zellen selbst (Fig. 298).

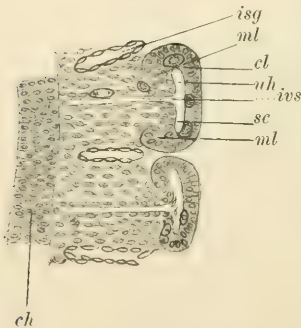


Fig. 297. Frontalschnitt durch die hintere Rumpfregion eines Embryos der Ringelnatter mit schon geschlossenen Kiemenspalten in der Höhe der Chorda. Nach v. Ebner. *isg* Intersegmentalgefäße. *ivs* Intervertebralspalte. *uh* Ursegmenthöhle. *cl* Cutis-, *ml* Muskellamelle des Ursegments. *sc* Sklerotom.

Bisweilen (z. B. bei Sphenodon und Gecko) bleiben an den hinteren Schwanzwirbeln diese ursprünglichen Verhältnisse dauernd bestehen, so daß man noch bei alten Tieren die einzelnen Sklerotome voneinander unterscheiden kann (Fig. 316).

Sobald sich an den Ursegmenten eine deutliche Sonderung einerseits in die Sklerotome, andererseits in die Haut- und Muskelplatte vollzogen hat, macht sich innerhalb der ersteren eine feine Spalte bemerkbar; sie liegt in der Transversalebene und teilt das Sklerotom in eine kraniale und eine kaudale Hälfte (Fig. 297, 298).

Bei der Ringelnatter ist sie nach v. Ebner am deutlichsten in der Höhe der Spinalganglien; weiter dorsalwärts verschwindet sie; ventralwärts läßt sie sich gut bis in die Höhe der Chorda verfolgen. Medial reicht sie bis nahe an das Rückenmark und die Chorda, berührt jedoch diese Gebilde nicht (Fig. 297, 298).

Jener Spalt wurde zum ersten Male von v. Ebner (1888 u. 1892) bei den Embryonen der Ringelnatter aufgefunden und gleich in seiner

großen Bedeutung für die Beurteilung der Entwickelungsvorgänge am Achsenskelett völlig gewürdigt. Die „Intervertebralspalte“, wie v. Ebner sie nannte, konnte er außerdem auch bei Eidechsen, Hühnchen, Mäusen und Fledermäusen nachweisen.

Diese Entdeckung wurde von Corning 1891 (Reptilien), J. Kollmann 1891 (Mensch), O. Schultze 1896 u. 1897, Weiss 1901 (Säugetiere), Männer 1899 (Reptilien), Schauinsland 1900 u. 1903 (Sphenodon, viele Vögel) und Baldus 1901 (Gecko) bestätigt, so daß das Vorkommen der Intervertebralspalte (v. Ebner) [oder des Ursegmentspaltes (O. Schultze)] bei vielen, wenn nicht bei allen Amnioten nunmehr als feststehend betrachtet werden muß.

Ueber die Art und Weise der Entstehung der Spalte liegen bestimmte Angaben kaum vor; es ist jedoch recht wahrscheinlich, daß sie nur als Ueberrest der Urwirbelhöhle zu betrachten ist, welcher bei der Wucherung der kranialen und kaudalen Wand des Ursegments, die von der Vergrößerung des ursprünglichen Urwirbelkernes mitbedingt wurde, erhalten blieb. Schon der Umstand, daß sie von Anfang an mit dem innerhalb der Hautmuskelplatte befindlichen Urwirbelhöhlenrest im Zusammenhang steht und es auch bleibt, bis Myotom und Sklerotom sich voneinander trennen, läßt darauf schließen (Fig. 297, 298). So wenigstens sind die Verhältnisse bei den Reptilien.

Bei den Vögeln jedoch soll die Spalte später auftreten (O. Schultze 1896) und nur sekundär mit der Höhle der Hautmuskelplatte in Verbindung treten, und bei den Säugern sogar erst dann erscheinen, wenn das Myotom bereits selbständig geworden ist und gar keine Höhle mehr aufweist (O. Schultze 1896).

Man wird annehmen müssen, daß in diesen letzteren Fällen die Wucherung der kranialen und kaudalen Ursegmentwände eine derart starke ist, daß sie nach Verdrängung der Urwirbelhöhle miteinander völlig, wenn auch vielleicht nur scheinbar, in Berührung kommen. Die Intervertebralspalte bleibt daher anfangs gleichsam latent und tritt erst dann in Erscheinung, wenn das Sklerotom sich vom Myotom emanzipiert hat und weitere Differenzierungen einzugehen beginnt.

Eine Vergleichung der Intervertebralspalte der Amnioten mit den Sklerotomdivertikeln der Elasmobranchier und Teleostier ist sehr naheliegend und sicher wohl auch gerechtfertigt. O. Schultze (1896) wies darauf zum ersten Male hin.

Schon v. Ebner konnte an seinen Präparaten (1888, 1892) mit Bestimmtheit nachweisen, daß die Intervertebralspalten den Grenzen der späteren bleibenden Wirbel, im besonderen der Wirbelkörper entsprechen. Sie verschwinden nach ihm schließlich in dem dichten Gewebestreifen, in welchem viel später sekundär die Gelenkhöhle auftritt.

Je ein Wirbel entwickelt sich in der Zellenmasse, die vorn und hinten von je einer Intervertebralspalte begrenzt wird; er gehört demnach zwei Sklerotomen an und setzt sich zusammen aus der kaudalen Hälfte eines Sklerotoms und der kranialen des darauf folgenden. Daher nimmt er zu den ehemaligen Ursegmenten und infolgedessen auch zu den Myotomen eine alternierende Stellung ein. Gerade dieser Entwickelungsgang ist es, durch den es erreicht wird, daß die Wirbelsegmente, wie es physiologisch durchaus notwendig ist, ihre Wirkung auf zwei Wirbel ausüben können.

Der Erkenntnis jener Thatsachen ist schon Remak (1855) mit

Fig. 298.

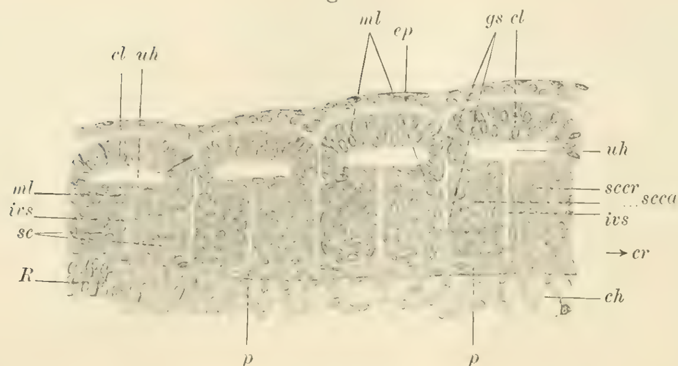


Fig. 299.

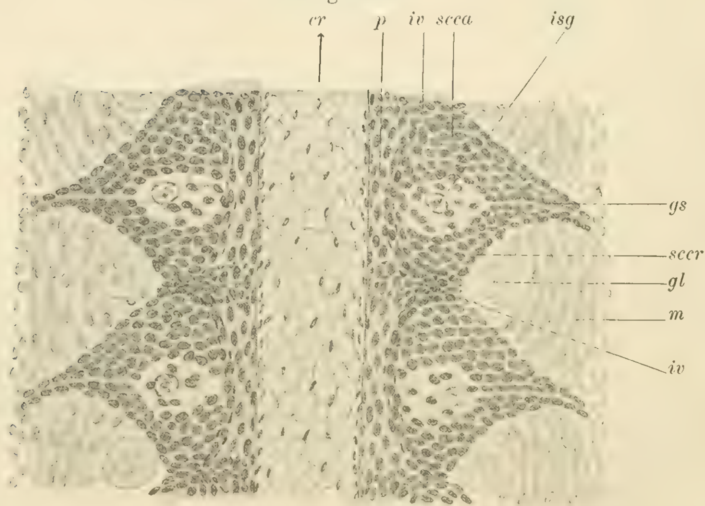


Fig. 300.

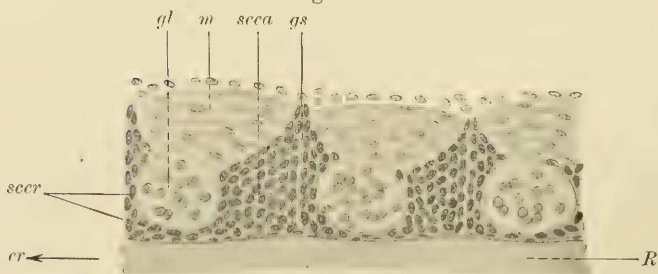


Fig. 298, 299, 300. Drei frontale Längsschnitte durch den Schwanz junger Sphenodonembryonen. Der auf Fig. 298 dargestellte gehört einem bedeutend jüngeren Stadium an wie die in Fig. 299 und 300. Der Schnitt Fig. 298 ist nicht völlig horizontal geführt, er ist an seinem kranialen Ende mehr ventral gelegen wie an seinem kaudalen, so daß er vorn die Chorda, hinten das Rückenmark schneidet. Auf Fig. 298 und 300 sind nur die Hälften des Schnittes dargestellt. Fig. 299 und

300 gehören zu demselben Präparat, nur daß Schnitt Fig. 299 durch die Chorda, Fig. 300 mehr dorsal durch das Rückenmark gelegt ist. Fig. 298 ist 104-, Fig. 299 und 300 80mal vergrößert. Der Pfeil *cr* zeigt die Richtung kranialwärts an. *ch* Chorda. *R* Rückenmark. *cl* Cutislamelle, *ml* Muskellamelle des Ursegments. *uh* Höhle des Ursegments. *ivs* Intervertebral- (= Intersegmental-)spalte (auf Fig. 298). Sie steht am kranialen Ende des Schnittes mit der Ursegmenthöhle in Verbindung, verliert diese jedoch allmählich, je weiter der Schnitt dorsalwärts steigt, weil dort die Muskellamelle oder das Myotom bereits völlig ausgebildet ist; man vergleiche dazu Fig. 296. *gs* Grenze der ursprünglichen Ursegmente. *sc* Sklerotome, auf Fig. 298 in seiner ganzen Ausdehnung noch scharf voneinander geschieden. *sccr* kraniale, *scca* kaudale Sklerotomhälften. In Fig. 299 und 300 haben sich bereits je eine kaudale Hälfte des einen Segmentes mit der kranialen des nächstfolgenden zu den Bogenanlagen des bleibenden Wirbels — die auf Fig. 299 in der Region der langen Seitenfortsätze des Schwanzes lateral sehr weit ausladen — zusammengefügt. *p* Perichordalzellen; sie bilden die am meisten medial gelegene Partie der Sklerotomzellen, die von der Intervertebralspalte nicht geteilt wird. In Fig. 298 erst in einer dünnen Schicht vorhanden, stellen sie in Fig. 299 bereits den primitiven Wirbelkörper dar, dem die Bogenanlagen sich seitlich anfügen. In Fig. 299 kann man schon die „Fadenrollenform“ des Wirbelkörpers erkennen. *iv* die intervertebralen Partieen der Perichordalzellen, die genau in der Mitte des ursprünglichen Ursegments in der Gegend der verschwundenen Intervertebralspalte liegen (Fig. 299) und die Grenzen der späteren Wirbel schon jetzt zeigen. *gl* Spinalganglien, in Fig. 300 in der Höhe des Rückenmarks, den größten Teil der kranialen Sklerotomhälfte verdrängend. *isg* Intersegmentalgefäße; sie sind von blasenartigen Zellen umgeben, die zwischen den beiden Bogenanlagen liegen. *m* Muskeln. *ep* Epidermis.

seiner Lehre von der „Neugliederung der Wirbelsäule“ sehr nahe gekommen. Er war es, der (am Hühnchen) bereits erkannte, daß die „Urwirbel“ nicht, wie es v. Baer annahm, den späteren Wirbeln entsprechen und die alleinige (paarige) Grundlage der Wirbelkörper samt den zugehörigen Bogen seien. Er wies nach, daß aus den Urwirbeln (abgesehen von den Spinalganglien und Nervenwurzeln, die er fälschlich auch aus ihnen ableitete) zunächst die intervertebralen Muskeln hervorgehen, von ihrer ventralen und medialen Fläche aus aber auch das Blastem entstände, welches die bleibenden Wirbel bilde.

Der Entwickelungsgang der Wirbelkörpersäule ist demnach, wie er wörtlich sagt, folgender: „Die aus den unteren inneren Kanten der Urwirbel hervorgegangenen ‚primitiven Wirbelkörper‘ (die wir heute als Sklerotome bezeichnen) verschmelzen miteinander, und gleichzeitig bilden sich neue Grenzen (die Anlagen der Zwischenwirbelscheiben) für die sekundären (bleibenden) Wirbelkörper in der Mitte zwischen den ursprünglichen Grenzen. Ein sekundärer Wirbelkörper besteht daher aus den verschmolzenen Schwanz- und Kopfteilen je zweier benachbarter primitiver Wirbelkörper, und das veränderte Lageverhältnis des Wirbelbogens ist eine notwendige Folge jener Verschmelzung und neuen Gliederung, da der Wirbelbogen, welcher mit dem Schwanzteile des primitiven Wirbelkörpers zusammenhängt, nach erfolgter neuer Gliederung mit dem Kopfteile des sekundären zusammenhängen muß.“

Die Remak'sche Anschauung, die er mit zwei instruktiven Abbildungen (Taf. V, Fig. 63 und 64 bei Remak) belegt, ist nach unseren heutigen Kenntnissen hauptsächlich darin zu berichtigen, daß die Neugliederung der Wirbelsäule nicht aus einem gleichförmigen Blastem der Ursegmente hervorgeht, sondern schon erfolgt, wenn die Grenzen der Sklerotome und damit auch der ursprünglichen Ursegmente noch vollständig deutlich sind.

Remak's Lehre wurde lange Zeit hindurch (abgesehen von Kölliker's Lehrbuch, 1861) von vielen Seiten durchaus nicht anerkannt. Auf Grund von neuen und neuesten Arbeiten (v. Ebner 1888,

1892, O. Schultze 1896, 1897, Männer 1899, Schauinsland 1900, R. Baldus 1901) kann es aber nicht mehr zweifelhaft sein, daß man berechtigt ist, von einer Neugliederung der Wirbelsäule im Hinblick auf die ursprüngliche Gliederung durch die Ursegmente zu sprechen.

Die Zerlegung der Sklerotome durch die Intervertebralspalte in zwei gleiche Hälften läßt das Auftreten von primären Doppelbildungen an der Wirbelsäule, wie wir sie ja schon in der Reihe der Anamnier so oft nachweisen konnten, überaus einleuchtend erscheinen. Auch bei den Amnioten nämlich können derartige Bildungen beobachtet werden. Goette (1896) lenkte zuerst die Aufmerksamkeit auf sie. An der maceerierten knöchernen Schwanzwirbelsäule von Lacerta viridis fand er hinter den Neuralbögen noch Rudimente von solchen. Zwischen den vorderen größeren und den hinteren kleineren ist anfangs eine Spalte vorhanden, die aber später durch Verwachsung der beiden Bogenanlagen verschwindet. Auch an den Rumpfwirbeln finden sich derartige Merkmale, aus denen er darauf schließen konnte, daß die definitiven Wirbelbögen von Lacerta durchweg von je zwei hintereinander liegenden Bögen zusammengesetzt sind, einem vollständigen vorderen und einem rudimentären hinteren. Ebenso waren ihm die kaudalen Seitenfortsätze bei Anguis ein indirekter Beweis für die ursprüngliche Doppelbildung der oberen Wirbelbögen. Doppelte Seitenfortsätze beobachtete er auch bei Embryonen von Ovis aries, Didelphys quica, Lepus cuniculus an den hinteren Wirbeln.

Goette gelangte auf Grund dieser Befunde und ausgedehnter Studien an paläontologischem Material zu dem Ergebnis, daß die Bildung vollständiger Wirbel mit Wirbelkörpern und Wirbelbögen bei allen lebenden Digitaten (sowie auch in der Reihe der Amiaden) mit doppelten Wirbeln in jedem Segment beginnt, und daß aus diesen die einfachen Wirbel durch paarweise Verschmelzung unter Rückbildung des einen oder des anderen der beiden Komponenten entstehen.

Die Goette'schen Beweisstücke wurden noch dadurch vermehrt, daß Männer (1899) an der Schwanzwirbelsäule von Anguis und Lacerta, anstatt wie Goette erst die knöchernen, nun auch die knorpeligen doppelten oberen Bögen nachwies. Dasselbe geschah durch Schauinsland (1900) bei Sphenodon, der außerdem auch auf die Doppelbildungen im Schwanz von Castor fiber und von Cetaceen hindeutete. Wahrscheinlich ist es, daß solche Doppelbildungen in der Reihe der Amnioten, sei es bei Embryonen, sei es bei erwachsenen Tieren, noch in größerer Anzahl als bis jetzt später werden aufgefunden werden.

Es erscheint aber doch richtiger, anstatt, wie Goette es thut, der die von vornherein metamere Entwickelung des skeletogenen Gewebes und das gesetzmäßige Verschmelzen der Sklerotomhälften noch nicht kannte, einen phylogenetischen Erklärungsgrund für die Doppelbildungen anzugeben, ihn in der Ontogenese zu suchen. Bei den Amnioten ist wohl nicht das Verschmelzen zweier völlig ausgebildeter Wirbel zu einem, sondern die Zusammenfügung zweier Hälften ehemals getrennter Sklerotomen als das Ursprüngliche anzusehen. Diese Verlötung erfolgt meistens schon in frühen embryonalen Stadien, seltener während der Verknorpelung oder Verknöcherung; unterbleibt sie aber ganz, so entstehen die Doppel- (embolomeren) Wirbel in jedem Segment. —

Die Darstellung der Entwickelungsvorgänge im Zusammenhang erfolgt wohl am besten an der Hand eines bestimmten Beispiels; es

mag hierfür Sphenodon gewählt werden, da dieses Objekt in neuerer Zeit eine eingehende Bearbeitung erfuhr (SCHAUINSLAND 1900).

Sobald die Sklerotome sich auszubreiten beginnen, fügen sich zunächst ihre medialen Partieen fester der Chorda an, wobei sich die der rechten und linken Seite miteinander verbinden. Es entsteht auf diese Weise eine dünne, ringförmige Schicht perichordaler Zellen [die von älteren Autoren, z. B. auch noch von CORNING (1891), „äußere Chordascheide" genannt wird]. Diese sind anfangs ebenso segmentiert (Fig. 298) wie der übrige Teil der Sklerotome, der es auch weiterhin bleibt, fließen dann aber zusammen, so daß man bei ihnen nicht mehr die Grenzen der ursprünglichen Segmente erkennen kann (Fig. 299, 300). Anfangs besitzt die perichordale Zellenlage eine im ganzen gleichmäßige Ausbildung. Bald jedoch verdickt sie sich an einzelnen bestimmten Stellen, und zwar liegen diese in der Mitte der Sklerotome, dort, wo sich die Intervertebralspalte befindet. Hier macht sich eine gewisse Wucherung der Zellen bemerkbar, so daß dadurch ein dickerer ringförmiger Zellenwulst entsteht, dessen mittlerer Teil sich bereits histologisch von den benachbarten Partieen zu unterscheiden beginnt. Die perichordale Zellenschicht ist nunmehr wieder segmentiert, aber anders als früher. Man kann regelmäßige Abschnitte an ihr erkennen, die von den eben genannten Wülsten begrenzt werden und von der Mitte des einen Sklerotoms bis zur Mitte des anderen reichen, an ihren beiden Enden am dicksten und in der Mitte, d. h. also an der Grenze zweier Sklerotome am dünnsten sind, demnach die Gestalt eines Stundenglases oder einer Fadenrolle besitzen. Jeder Abschnitt entspricht dem Körper eines späteren Wirbels ohne die dazu gehörigen Bögen; man kann ihn daher zusammen mit dem von ihm eingeschlossenen Chordastück den „primären Wirbelkörper nennen. Die mittleren Teile der wulstförmigen Verdickungen der Perichordalschicht in der Gegend der Intervertebralspalte der Sklerotome — die sich vorn und hinten daran anschließenden gehören bereits dem Ende des vorhergehenden und dem Anfang des nächstfolgenden primären Wirbelkörpers an — stellen die späteren intervertebralen Partieen der Wirselsäule, die Zwischenwirbelscheiben (Menisci, Fibrocartilagines intervertebrales) dar; wegen ihrer großen Aehnlichkeit mit den übrigen Teilen der perichordalen Zellen könnte man sie wohl auch als primäre Zwischenwirbelkörper bezeichnen.

Der primäre Wirbelkörper wird fast allseitig umgeben von den ebenfalls aus den Sklerotomen entstandenen „Bogenanlagen". Es ist klar, daß zu ihrem Aufbau auch wieder die kranialen und kaudalen Hälften je zweier verschiedener Sklerotome beitragen (Fig. 299). Aus den dorsalen Partieen der Bogenanlagen, die das Rückenmark umfassen, indem auch dort die Sklerotome der rechten und der linken Seite miteinander verwachsen, entwickeln sich die oberen (oder Neural-)Bögen; aus denjenigen Teilen jedoch, welche in der Umgebung der Chorda sich um den primären Wirbelkörper legen, den „Bogenbasen" also, entstehen die peripheren Teile des Wirbelkörpers; sie sind es, welche zusammen mit dem primären Wirbelkörper den definitiven oder sekundären Wirbelkörper (GOETTE, SCHAUINSLAND) bilden.

Man darf hierbei jedoch keineswegs vergessen, daß die primären Wirbelkörper mit den Bogenanlagen den gemeinsamen Ursprung aus den Sklerotomen teilen. Trotzdem verläuft das Anordnen der

Perichordalzellen um die Chorda herum zur Bildung des primären Wirbelkörpers und das Auftreten der Bogenanlagen, im besonderen ihrer Basen, zwar gleichzeitig, aber dennoch nebeneinander; beide Wirbelkomponenten werden zwar von den Sklerotomen erzeugt, lassen sich aber schon sehr frühzeitig histologisch unterscheiden und können selbst beim erwachsenen Tier noch getrennt voneinander nachgewiesen werden (vergl. auch Fig. 307 a und b).

Uebrigens umfassen die Bogenanlagen mit ihren Basen den primären Wirbelkörper nicht überall gleichmäßig; in beträchtlichster Dicke liegen sie seinen seitlichen Partieen auf, dorsal jedoch — unterhalb des Nervenrohres — und ventral — oberhalb der Aorta — sind sie unbedeutend und können im Schwanz an diesen Stellen sogar fast völlig fehlen (Fig. 302).

Aus den lateralen Teilen der Bogenanlagen nehmen die Querfortsätze sowie auch die Rippen selbst ihren Ursprung.

Die Anlagen der unteren Bögen (Intercentra, hypochordale Spangen [Froriep]) findet man nicht, wie es bei den Anamniern die Regel ist, im Bereiche der primären Wirbelkörper, sie sind vielmehr kranial verschoben und liegen an der Unterseite des primären Zwischenwirbelkörpers.

Aus den Sklerotomen und im besonderen aus den „Bogenanlagen" entwickeln sich, was wohl kaum noch besonders betont werden darf, selbstvertändlich nicht nur die festen Skelettteile der Wirbelsäule, sondern auch das Bindegewebe, welches in späteren Stadien Knorpel und Knochen des Achsenskelettes umgiebt und miteinander verbindet.

Aus den obigen Schilderungen ersieht man, daß bereits im Zustand der „häutigen Wirbelsäule" alle Komponenten der definitiven Wirbel vorhanden sind, und daß die bleibende Wirbelsäule sich nicht etwa aus einem ungegliederten Blastem aufbaut, in dem eine Segmentierung erst durch das Auftreten von Knorpel erfolgt, sondern vom ersten Augenblick an eine ganz bestimmte Gliederung aufweist.

Aus den Arbeiten von Goette (1896), Männer (1899), Baldus (1901) u. A. ergiebt es sich — soweit sie auf die bisher besprochenen Punkte eingehen — daß die Entwickelung bei anderen Reptilien (Lacerta agilis, Anguis fragilis, Tropidonotus natrix, Coronella laevis, Hemidactylus mabuia) offenbar ganz ähnlich verläuft wie bei Sphenodon.

Eine so gleichmäßige Verteilung der beiden Sklerotomhälften auf den in Entstehung begriffenen Wirbel, wie sie oben beschrieben wurde, zeigt sich übrigens nur im Schwanze. An anderen Stellen des Körpers findet eine mehr oder weniger starke Verdrängung der kranialen Sklerotomhälften, namentlich der kranialen Bogenanlagen statt. Veranlassung hierzu wird in erster Linie schon durch das starke Wachstum des äußerst voluminösen Spinalganglion gegeben, das innerhalb des kranialen Sklerotomabschnittes liegt (Fig. 300). Die stärkere Entwickelung des kaudalen Sklerotomstückes kommt auch dadurch zum Ausdruck, daß es an tingierten Präparaten viel stärker gefärbt erscheint als das andere, ein Verhalten, auf das O. Schultze (1896) bei der Entwickelung der Säugetierwirbelsäule zum ersten Male hingewiesen hat. Es liegt auf der Hand, daß diese stärkere Ausbildung des kaudalen Sklerotomteiles auch von Einfluß auf die spätere Entwickelung der knorpeligen und knöchernen Wirbelelemente sein wird. Während bei Sphenodon in einem beträchtlichen Teile des Schwanzes

auch in späterer Zeit beide Wirbelhälften ziemlich gleichmäßig ausgebildet sind, überwiegt je weiter nach vorne zum Rumpfe hin und innerhalb dieses selbst der vordere Wirbelteil, das heißt also die kaudale Sklerotomhälfte, wenigstens was die oberen Bögen anbelangt, immer mehr. Wir erhalten also auch hier wieder das Resultat, welches wir bereits bei den Anamniern gewannen (vergl. Holocephalen, Amia etc. etc.), daß der kraniale Teil des bleibenden Wirbels. bezw. Wirbelbogens (*ob* und *ub* = kaudaler Sklerotomabschnitt) der umfangreichere und wichtigere ist.

Späteren Untersuchern bieten nach dieser Richtung hin die Amnioten noch ein dankbares Arbeitsfeld. Ist doch in dem größeren oder geringeren Grad der Beteiligung der beiden Sklerotomstücke, die in einzelnen Fällen vielleicht sogar zu dem völligen Ausschalten des einen der beiden führen kann, an der Bildung des definitiven Wirbels offenbar (neben der verschiedenartigen Entwickelung der Zwischenwirbelpartieen und der Art und Weise der Verknöcherung der einzelnen Wirbelteile sowie der gelegentlichen nachträglichen Verschiebungen derselben) das hauptsächlichste Moment zu sehen, um die Verschiedenheiten auch im Bau der Amniotenwirbelsäule zu erklären.

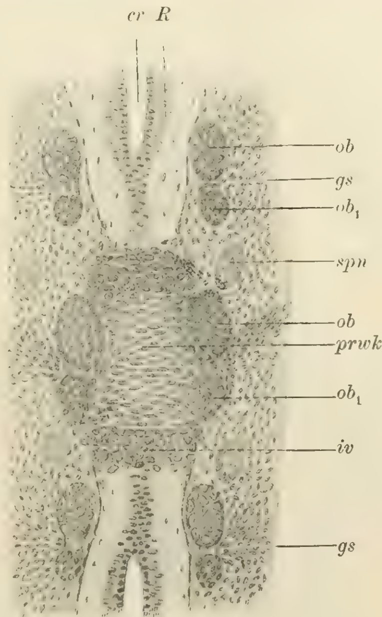


Fig. 301. Horizontaler Längsschnitt durch den Schwanz eines Sphenodonembryos. Das geschnittene Stück war an beiden Enden dorsalwärts gekrümmt, so daß der Schnitt dort das Rückenmark und die oberen Bögen, in der Mitte jedoch den primären Wirbelkörper und die Bogenbasen, welche diesen seitlich anliegen, trifft. Vergr. 64mal. *cr* kranial. *R* Rückenmark. *ob* die in dem kaudalen Sklerotomstück entstandenen knorpeligen oberen Bögen. ob_1 die aus dem kranialen Sklerotomstück entstandenen oberen Bögen. *gs* Grenzen der ehemaligen Ursegmente, deutlich im Bindegewebe kenntlich. *prwk* der oberflächlich angeschnittene primäre Wirbelkörper. *iv* Zwischenwirbel.

Doch fahren wir in der Betrachtung der Wirbelsäule an der Hand der bei Sphenodon beobachteten Entwickelungsvorgänge fort! Der kaudale Sklerotomteil des einen ursprünglichen Ursegments und der kraniale des nächstfolgenden fügen sich allmählich dichter zu den Bogenanlagen des definitiven Wirbels zusammen, so daß die Grenzen zwischen ihnen undeutlicher werden, bisweilen sich sogar fast völlig verwischen können. Gleichzeitig damit dringt das Myotom, das auf horizontalen Längsschnitten in dreieckiger Gestalt erscheint, gleichsam wie ein Keil an der Stelle der Intervertebralspalte vor, wodurch die Hälften eines ehemals gemeinsamen Sklerotoms getrennt und an die des Nachbarn herangedrängt werden; auch hierdurch schon werden die Grenzen der einzelnen bleibenden Wirbel bestimmtere (Fig. 299, 300).

Dieses ist auch der Zeitpunkt, in dem die Verknorpelung be-

ginnt. Bei Sphenodon erscheinen zunächst vier Knorpelherde, die bilateral angeordnet sind; zwei liegen am vorderen, zwei am hinteren Ende des Wirbels, und zwar in den Bogenanlagen, so daß in jedem ursprünglichen Sklerotomteil je einer rechts und links von der Chorda sich befindet. Die beiden vorderen, also die in der kaudalen Sklerotomhälfte gelegenen, sind mächtiger als die beiden hinteren (Fig. 301). Im Rumpfe verschmelzen die vorderen und die hinteren sehr bald zu einem Knorpelherd, werden hier vielleicht oft sogar auch gar nicht getrennt voneinander angelegt. Im Schwanze dagegen bleiben sie längere Zeit voneinander geschieden und wachsen zu getrennten Bogenknorpeln aus (Fig. 301). Wir haben somit auch bei den Reptilien wieder, wenn auch meistens rasch vorübergehend, in jedem Wirbel ein großes kaudales (*ob*, kaudal in Bezug auf die ursprüngliche Sklerotomhälfte und nicht auf den fertigen Wirbel) und ein davon gesondertes, kleines, kraniales (ob_1 auf Fig. 301) Bogenpaar, wie wir es ja fast überall bei den Anamniern fanden.

Männer konnte eine solche doppelte Bogenanlage auch in der hinteren Schwanzregion von Lacerta agilis nachweisen — er nannte sie Haupt- und Nebenbogenanlagen — während ja bereits Goette (1896) an den macerierten Schwänzen von Lacerta viridis einen vollständigen vorderen und einen rudimentären hinteren knöchernen Wirbelbogen aufgefunden hatte.

Bald verwachsen die kaudalen und kranialen Bogenpaare miteinander zu einem einheitlichen Stück, doch läßt eine Furche in diesem

Fig. 302.

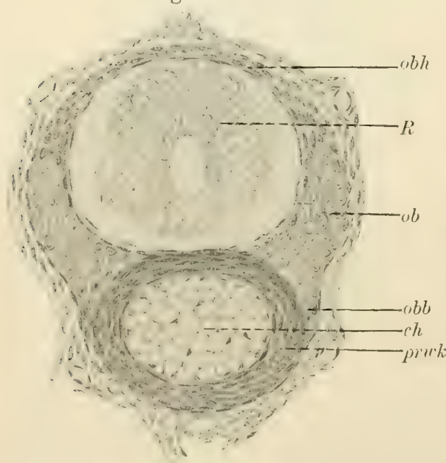


Fig. 303.

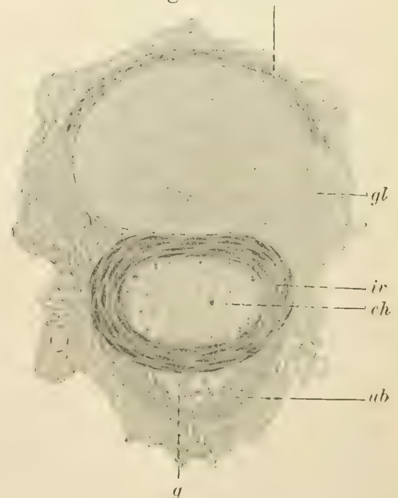


Fig. 302 und 303. Zwei Querschnitte durch die Schwanzwirbelsäule eines ziemlich jungen Sphenodonembryos. Vergr. 112mal. Der Schnitt in Fig. 302 geht etwa durch die Mitte des Wirbels, der andere trifft die Intervertebralregion (den Zwischenwirbel). *prwk* der aus den Perichordalzellen entstandene primäre Wirbelkörper. *iv* die an den Zwischenwirbelpartieen gelegenen Perichordalzellen („primärer Zwischenwirbelkörper"). *ob* obere Bögen, nur erst zum Teil knorpelig; dorsal wird das Rückenmark (*R*) noch durch „häutige" Bögen (*obh*) eingeschlossen. *obb* die Basen der oberen Bögen, die den primären Wirbelkörper teilweise umfassen; mit dem primären Wirbelkörper zusammen bilden sie den sekundären Wirbelkörper. *ub* untere Bögen (chevron bones etc.), die dem „primären Zwischenwirbelkörper" ebenso aufsitzen, wie die oberen dem primären Wirbelkörper. *gl* Spinalganglion. *g* Gefäße.

noch lange Zeit hindurch, selbst nach der Verknöcherung, die ehemaligen Verhältnisse erkennen (Fig. 307 a u. b), wie auch horizontale Längsschnitte durch die Neuralbögen des Schwanzes eine charakteristische bisquitförmige Gestalt aufweisen.

Fig. 304.

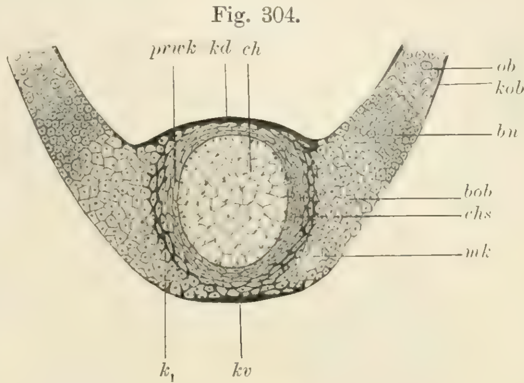


Fig. 305.

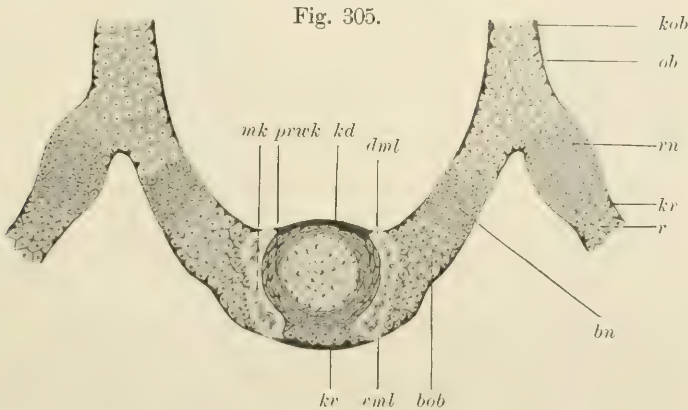


Fig. 306.

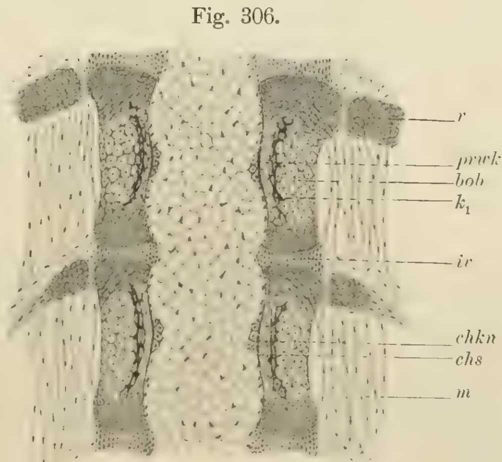


Fig. 304, 305, 306. Zwei Querschnitte und ein horizontaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule von Sphenodon. Vergr. 48mal. Fig. 304 und 306 gehören zu zwei fast gleichalterigen Embryonen mittleren Entwickelungsstadiums. Fig. 305 stammt von einem älteren Embryo her. Schnitt Fig. 305 geht durch den 3. Halswirbel, während die beiden anderen der mittleren Rumpfgegend angehören. *ch* Chorda. *prwk* primärer Wirbelkörper. *ob* obere Bögen. *bob* die blasigen Zellen in der mittleren Partie der Bogenbasen (wahrscheinlich der Außenzone der Selachierwirbel entsprechend). *kv* und *kd* ventrale und dorsale periostale Knochenlamelle. k_1 die Verknöcherung, welche, von den äußeren Knochenlamellen ausgehend, an der Grenze von primärem Wirbelkörper und Bogenbasen in das Innere des Wirbelkörpers vordringt. *mk* rechter und linker Markkanal, den primären Wirbelkörper (Fig. 305) ganz freilegend. *vml* und *dml* ventrale und dorsale Oeffnungen der Markräume nach außen. *kob* periostaler Knochenbelag der oberen Bögen, durch eine Knorpelnaht (*bn*) von dem Knochen des Wirbelkörpers und der Bogenbase getrennt. *r* Rippen. *kr* Knochenbelag der Rippen. *rn* Knorpelnaht zwischen Rippe und oberem Bogen. *m* Muskeln. *iv* Zwischenwirbelpartie.

Die bis dahin das Nervenrohr umgebenden häutigen Wirbelbögen werden allmählich immer mehr durch Knorpel verdrängt, und schließlich stoßen die ganz knorpeligen Bögen jeder Seite dorsal zusammen und vereinigen sich in einer breiten Längsnaht miteinander.

Im Anfange der Verknorpelung unterscheiden sich die Bögen äußerst deutlich von dem primären Wirbelkörper, auf dem sie gleichsam reiten, indem die Bogenbasen ihn seitlich umfassen (Fig. 302). Allmählich umwachsen sie ihn fast völlig, wenigstens in der Rumpfregion, während sie im Schwanze, und zwar je mehr nach der Schwanzspitze, in desto höherem Grade, ihn an der ventralen Seite freilassen. Dorsal, unterhalb des Rückenmarkes, bleibt bei allen Wirbeln der primäre Wirbelkörper längere Zeit vom Knorpel der Bogenbasen frei, in späteren Stadien kann er aber auch auf diese Stellen herübergreifen.

Hieraus erklärt es sich, wie einige Autoren die Wirbelsäule aus einer oben offenen knorpeligen Halbrinne — wie bei den Rumpfwirbeln von Sphenodon — oder selbst aus zwei seitlich voneinander völlig getrennten Knorpelstücken (Ebner u. A.) entstanden ansehen konnten.

Während einer kurzen Periode verwachsen die dorsalen Bogenstücke benachbarter Wirbel miteinander, so daß diese Teile dann ein einheitliches Knorpelstück darstellen; dieses Stadium dauert aber nicht lange, da sich der zusammengelötete Knorpel hier wieder spaltet und sekundär an diesen Stellen die Gelenkflächen der vorderen und hinteren Zygapophysen sich bilden.

Aber nur an diesen Teilen findet vorübergehend eine Verschmelzung des Knorpels statt; ältere Angaben (z. B. Rathke 1866, Gegenbaur 1862), daß die ganze Wirbelsäule, selbst an den intervertebralen Partieen, anfangs ein kontinuierliches Knorpelstück darstellen soll, das sich erst später in Segmente teile, dürften wahrscheinlich auch bei anderen Reptilien nicht der Wirklichkeit entsprechen.

Die Bogenbasen bestehen in dem mittleren Teil des Wirbels, dort, wo sie der konkaven Peripherie des „fadenrollenartigen“ primären Wirbelkörpers lateral anliegen und die Höhlung der „Fadenrolle“ ausfüllen, aus großen blasigen Zellen (Fig. 304, 305, 306). Schon in recht frühen Stadien macht sich dieses Gewebe — an den Grenzen zweier ursprünglicher Ursegmente — bemerkbar (Fig. 299). Es fällt ebenfalls der Verknorpelung anheim, wenn auch in etwas abweichender Weise. Ohne daß prächondrale Elemente vorausgehen, oder eine beträchtliche hyaline Grundsubstanz ausgeschieden wird, verdicken sich die Zellwände nur wenig, reagieren aber allmählich gegenüber Farbstoffen ebenso wie Knorpel. Nach den beiden Enden des Wirbels hin gehen diese Zellen ohne scharfe Grenzen in kleinzelligen Knorpel über (Fig. 306).

In ebenderselben Weise spielt sich der Vorgang der Verknorpelung im primären Wirbelkörper ab, indem er von den großen Zellen der Wirbelbogenbasen allmählich auf ihn herübergreift; er beginnt an den beiden Enden und schreitet nach der Mitte hin fort.

Sind Bogenbasen und primäre Wirbelkörper völlig verknorpelt, so ist es nicht ganz leicht, beide Elemente voneinander abzugrenzen; doch ermöglicht auch in diesem Stadium die verschiedene Gestalt der Zellen — runde bis polygonale Form bei ersteren, längliche und stab- bis wurstförmige bei letzteren — immerhin sie zu unterscheiden.

Es ist übrigens fraglich, ob bei allen Reptilien die Verknorpelung

der Bögen der des Wirbelkörpers vorangeht; bei Tropidonotus soll nach v. Ebner das Umgekehrte der Fall sein.

Nach Umwachsung des primären Wirbelkörpers seitens der knorpeligen Bogenbasen kann man von einem sekundären knorpeligen Wirbelkörper sprechen (Fig. 302, 304—307).

Lateral von den oberen Bögen in der Höhe der Chorda oder weiter dorsalwärts bis hoch auf die Neuralbögen heraufgerückt (Fig. 305) befinden sich die Fortsätze, die entweder in Rippen und Rippenträger (Querfortsätze) sich gliedern oder, wie an den letzten Schwanzwirbeln, wenigstens später, ungegliederte Seitenfortsätze darstellen. Sie sind sowohl im bindegewebigen als auch im knorpeligen Zustand in kontinuierlicher Verbindung mit den oberen Bögen.

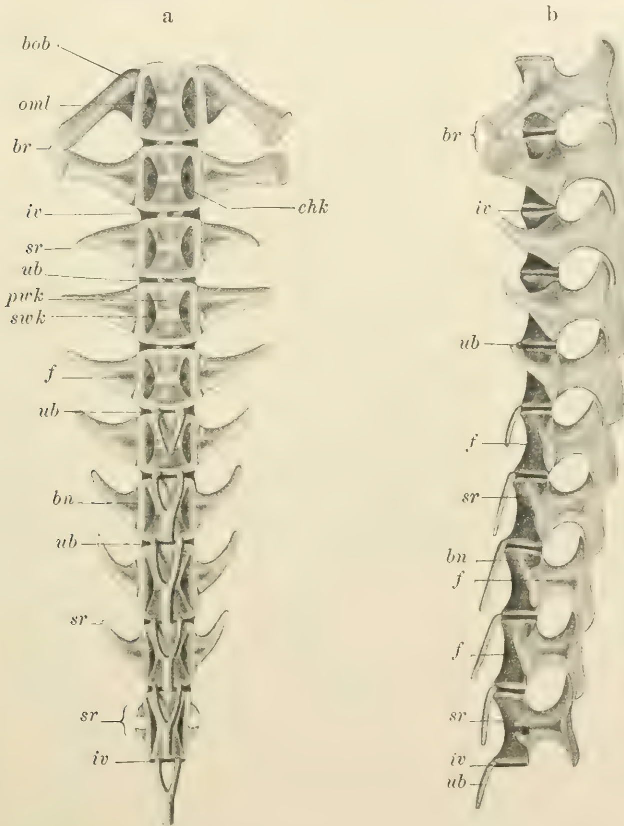


Fig. 307 a und b. Der erste Teil der Schwanzwirbelsäule eines kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Sphenodonembryos von unten und von der Seite. Vergr. etwa $5^1/_2$mal. Das Präparat war zunächst etwas eingetrocknet und dann mit Alkohol-Glycerin behandelt worden, wodurch die Verhältnisse des stundenglasförmigen primären (*pwk*) und sekundären (*swk*) Wirbelkörpers deutlich zur Anschauung kommen. *iv* Zwischenwirbelpartie. *ub* die daran sitzenden unteren Bögen. *br* Beckenrippen. *sr* Schwanzrippen (Seitenfortsätze), am letzten Wirbel in Gestalt zweier Stümpfe. An den Beckenrippen ist die beginnende Drehung aus der dorso-ventralen Lage der Rumpfrippen in die kranio-kaudale der Schwanzrippen sichtbar. *bn* Naht zwischen dem oberen Teil der oberen Bögen und den Basen der oberen Bögen (*bob*), die den primären Wirbelkörper umfassen. *f* Furchen an den Wirbelkörpern, oberen Bögen und Schwanzrippen auf ihre Entstehung aus zwei Teilen hindeutend. *chk* verknöcherter Chordaknorpel.

Im Schwanze deutet alles darauf hin, daß die Rippen — Quer- und Seitenfortsätze — ebenso wie die übrigen Bestandteile des Wirbels, aus zwei Stücken verschmolzen sind, einem kranialen (= kaudalen Sklerotomabschnitt) und einem kaudalen (= kranialen Sklerotomstück) (Fig. 299, 307a und b). Goette (1896) war bei dem Studium der sacralen und kaudalen Seitenfortsätze von Anguis ebenfalls schon zu diesem Schlusse gekommen.

Je weiter nach dem vorderen Körperende hin, in desto geringerem Maße beteiligt sich die kraniale Sklerotomhälfte am Aufbau von Rippe und Querfortsatz, so daß im Rumpfe diese Skelettteile fast nur, oder sogar ausschließlich allein vom kaudalen Sklerotomstück gebildet werden. Dementsprechend findet man ja bei den Amnioten überhaupt die Rippe dem vorderen Teil des definitiven Wirbels angeheftet.

Die Anlagen der unteren Bögen [die gleichzusetzen sind den „hypochordalen Spangen", welche nach Froriep (1883 und 1886) beim Huhn und Rind die „primitiven oberen Wirbelbogen" unterhalb der Chorda miteinander verbinden] liegen, wie bereits bemerkt wurde, bei Sphenodon intervertebral; sonst verhalten sie sich bei ihrer Verknorpelung im größten Teil des Schwanzes ebenso wie die oberen Bögen. Es erscheinen dabei zunächst zwei kleinere Knorpelkerne, welche dem „Zwischenwirbelkörper" unten und seitlich aufsitzen. Diese wachsen dann zu zwei gebogenen Knorpelstäben aus (Fig. 303), die sich schließlich miteinander vereinigen und auch einen Dornfortsatz bilden können (Fig. 307a, b), so daß die Hauptblutgefäße des Schwanzes dann in einem geschlossenen Bogen liegen, ebenso wie das Nervenrohr innerhalb der oberen Bögen. Auch diese unteren Bögen heben sich äußerst scharf von den intervertebralen Perichordalzellen („dem primären Zwischenwirbelkörper") ab, und ihre Basen umfassen sie seitlich ebenfalls etwas, wenn auch in bedeutend geringerem Grade, wie es bei den Neuralbögen der Fall ist (Fig. 303).

Derart entwickelte kaudale untere Bögen, wie sie eben bei Sphenodon beschrieben wurden, kommen der Mehrzahl der Reptilien — den Cheloniern meistens nur rudimentär — zu. Man nannte sie auch os en chevron, chevron-bones, Intercentra, Zwischenwirbelbeine, Gabelknochen, Basiventralia (Gadow). Auch bei Vögeln können sie beobachtet werden, und unter den Mammalien finden sie sich z. B. bei den Cetaceen, Edentaten, Marsupialien.

In den übrigen Körperregionen kommt es bei Sphenodon nicht zu so starker Ausbildung der unteren Bögen. An der ventralen Seite der intervertebralen Perichordalzellenschicht (primärer Zwischenwirbelkörper) erscheinen hier wohl auch die paarigen Anlagen derselben, sie wachsen aber nicht zu richtigen Bögen aus, sondern verschmelzen, wenigstens in der Hals- und vorderen Rumpfregion, sofort miteinander zu einer unpaaren Knorpelspange, und bei älteren Tieren finden wir an jedem Zwischenwirbelstück entweder knöcherne Spangen oder — vom 4. Schwanzwirbel an — richtige untere Bögen.

(Howes und Swinnerton 1901 machen die bis jetzt noch nicht erklärbare Angabe, daß im Laufe der Entwickelung bei Sphenodon die primären paarigen „Intercentra" vom 9. bis zum 30. Wirbel vollständig verschwinden und daß dann erst später wieder statt ihrer die sekundären unpaaren Intercentren erscheinen. Die „chevrons" vom 4. Kaudalwirbel an gehen aber auch nach ihm direkt aus den paarigen Anlagen hervor.)

Außer Sphenodon besitzt wohl kein anderer recenter Vertreter der Amnioten dauernd zwischen jedem Wirbel intervertebrale untere Bögen oder diese ersetzende unpaare Spangen. Nur bei Lacertiliern finden sie sich außer im Schwanze auch noch zwischen mehreren Halswirbeln, sonst werden sie zwar immer als bindegewebige „hypochordale Spangen" angelegt, verschwinden aber im Laufe der Entwickelung vollkommen, sei es daß es überhaupt nicht mehr zu einer Verknorpelung kommt, sei es daß sie auch erst nach dieser mit dem Körper des nächstfolgenden Wirbels völlig verschmelzen.

Auf die abweichenden Verhältnisse an den beiden ersten Halswirbeln kommen wir später noch zu sprechen.

Ueber die morphologische Stellung der eben besprochenen Skeletteile herrscht bis jetzt noch keineswegs Uebereinstimmung. Unsere (Schauinsland) Ansicht hierüber ist folgende: Sämtliche dem Zwischenwirbelstück ventral angefügten Skeletteile, mögen sie als wirkliche Bögen oder als paarige oder unpaare Knöpfe oder Spangen ausgebildet sein, sind einander homolog. Sie sind als untere Bögen aufzufassen oder richtiger als Teile des Komplexes der unteren Bögen, denn offenbar sind zu diesen auch die Rippen und Querfortsätze sowie ein Teil der Seitenfortsätze zu zählen. (Wie weit zu den Rippenträgern sich etwa noch sekundär Skeletteile hinzufügen, die ursprünglich nichts mit den unteren Bögen zu thun haben, werden spätere Untersuchungen noch zu entscheiden haben.) Man erinnere sich dabei, daß bereits bei vielen Anamniern — Selachiern, Ganoiden etc. — (Fig. 213, 238, 239) an der ursprünglich einheitlichen Masse der unteren Bögen eine Neigung sich bemerkbar macht, allmählich in eine dorsale Portion — zu der die Rippen gehören — und in eine ventrale — die sog. Hämalfortsätze — zu zerfallen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß ein solcher Vorgang auch bei den Vorfahren der Amnioten stattgefunden hat; ist das aber der Fall, so sind die ventralen Bögen und Spangen der Amnioten den Hämalfortsätzen der Anamnier gleichzusetzen. Als Beweise für die Zusammengehörigkeit der beiden Elemente könnten die Fälle angeführt werden, in denen „Spangen" und Rippen wirklich noch miteinander vereinigt sind. An den beiden ersten Halswirbeln der Crocodiliden kann man ein solches Verhalten thatsächlich noch in späten Stadien beobachten (Fig. 313).

Auch bei Sphenodon hängen die hypochordalen Spangen dieser beiden Wirbel in frühen Entwickelungsstadien dorsalwärts mit Rippen zusammen; letztere sind hier allerdings nicht knorpelig, sondern nur in Gestalt von Bindegewebssträngen vorhanden, die später ganz verschwinden. Beim Huhn giebt Froriep (1883) an, daß am 7. und 8. Brüttage die Rippen sich dort befinden, wo „das laterale Ende der nun geschwundenen hypochordalen Spange gelegen haben würde". Auch bei anderen Vögeln kann eine Verbindung zwischen Spange und (bindegewebiger) Rippe hin und wieder zur Beobachtung gelangen (Fig. 319).

Ein Unterschied zwischen den Amnioten und Anamniern bliebe aber immer noch darin bestehen, daß bei letzteren die unteren Bögen — auch die Hämalfortsätze — intravertebral, bei ersteren in der Regel intervertebral liegen, ja in späteren Stadien sogar mit dem nächst vorhergehenden Wirbel verbunden sein können, z. B. bei Anguis (Goette).

Es hat bei den Amnioten also eine Verschiebung stattgefunden, und zwar kranialwärts, denn die intervertebralen unteren Bögen und Spangen gehören ohne Zweifel ursprünglich dem vorderen Teil des nächstfolgenden Wirbels (also je der kaudalen Sklerotomhälfte) an und sind erst im Laufe der phylogenetischen, bisweilen sogar erst der ontogenetischen Entwickelung nach vorne in den intervertebralen Raum gedrängt worden. Nach Froriep (1886) bildet bei Hühnerembryonen die (eine ventrale Brücke der primitiven Wirbelbögen darstellende) hypochordale Spange eine Hervorragung an der kranio-ventralen Kante des Körpers, und bei Säugetierembryonen rückt sie sogar bis nahe zur Mitte des Körpers herab. Auch die bleibenden unteren Bögen im Schwanze der Vögel sieht man in jugendlichen Stadien dem je folgenden Wirbel angefügt (Fig. 308).

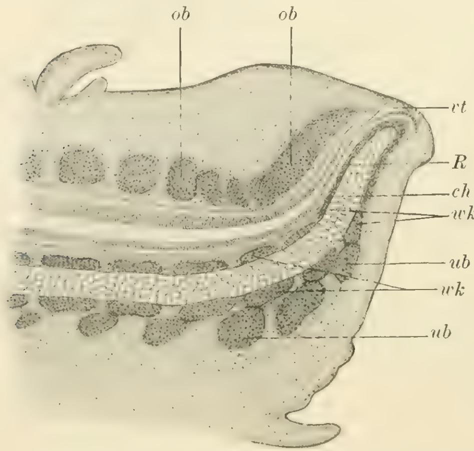


Fig. 308. Sagittaler Längsschnitt durch das hintere Körperende eines 3,5 cm langen Embryos von Puffinus cuneatus. Vergr. 20mal. *wk* Wirbelkörper. *ob* obere Bögen. Sowohl Wirbelkörper als auch obere Bögen verschmelzen am Ende der Wirbelsäule mit ihren Nachbarn und bilden den „Pygostyl". *ub* untere Bögen; sie sitzen dem vorderen Ende des je folgenden Wirbelkörpers an (kaudales Sklerotomstück). *ch* Chorda; sie zeigt noch keine Einschnürungen. *R* Rückenmark, am äußersten Ende zum Ventriculus terminalis (*R*) erweitert.

An dieser Verschiebung auf die Zwischenwirbelpartieen nimmt häufig auch die andere Portion des Komplexes der unteren Bögen — die Rippe — teil (Fig. 313), so daß man sogar darauf gekommen ist (K. Hoffmann 1879), die intervertebrale Lage der Rippen der Amnioten als den primären Zustand zu bezeichnen.

Daß diese Verschiebung der unteren Bögen im Zusammenhang steht mit der äußerst starken Entwickelung der oberen, ist mehr als wahrscheinlich. Es ist einleuchtend, daß durch die fast völlige Umwachsung des gesamten Wirbelkörpers durch die Basen der oberen Bögen allein die Lage der unteren Bögen stark beeinflußt werden mußte.

Für die Darstellung der Verknöcherung mag wiederum Sphenodon als Vorbild dienen. Bei ihrem Beginn erscheint zunächst an der ventralen Außenseite des Wirbelkörpers, und zwar in seiner Mitte, eine dünne Knochenlamelle, von der es nicht unwahrscheinlich ist, obgleich eine direkte Beobachtung bis jetzt nicht vorliegt, daß sie aus einer anfangs getrennten, rechten und linken Hälfte entstanden ist. Sie bildet sich dadurch, daß das Perichondrium an dieser Stelle seine bisherige Thätigkeit, dem bereits vorhandenen Knorpel neuen aufzulagern, aufgiebt und Knochen zu produzieren anfängt. Dieser allmähliche Uebergang des Perichondriums in Periost läßt sich in frühen Stadien sehr gut verfolgen. Etwas später legt sich auch auf der dorsalen Seite des Wirbelkörpers, unterhalb des Rückenmarkes

und anfangs ebenfalls genau in der Mitte, eine zweite derartige Knochenlamelle an. Da die knorpeligen Bogenbasen an dieser Stelle den Wirbelkörper nicht ganz umfassen, so liegt hier der Knochen den perichordalen Zellen — oder dem primären Wirbelkörper — unmittelbar auf (Fig. 304, 305), was an einem großen Teil der Schwanzwirbel übrigens auch an der ventralen Seite der Fall ist.

Allmählich vergrößern sich die beiden Knochenscherben und umwachsen nicht allein den ganzen Wirbelkörper, sondern breiten sich auch auf die basalen Teile der oberen Bögen aus. Im übrigen erhalten letztere aber einen besonderen Knochenbelag, und zwar je einen für die rechte und linke Seite des Bogens, so daß im ganzen also an jedem Wirbel, abgesehen von den Rippen und unteren Bögen, vier ursprünglich voneinander gesonderte Knochenlamellen vorhanden sind.

Der Knochen auf den dorsalen Partieen der oberen Bögen bleibt von jenem, der sich vom Wirbelkörper aus mehr oder weniger hoch auf die Basen hinauf erstreckt, durch eine breite Knorpelnaht getrennt (Fig. 304, 305). Diese Sutur kann nicht allein bei Sphenodon, sondern auch bei anderen Reptilien bis in späte Stadien hinein, oft sogar lebenslänglich bestehen bleiben.

Die Verknöcherung beschränkt sich aber nicht nur auf die Peripherie des Wirbels, sondern greift auch auf seine inneren Teile herüber. Unmittelbar nach dem Erscheinen der ventralen Knochenplatte schreitet die Verknöcherung, die allerdings nur in einer Verkalkung der Zellwände besteht, an der Grenze zwischen dem primären Wirbelkörper und der die Konkavität seiner „Fadenrolle" ausfüllenden blasigen Knorpelmasse der Bogenbasen weiter, bis sie einer, in derselben Weise auch von der dorsalen Lamelle ausgehenden Knochenzone begegnet (Fig. 304—306).

Es ist dieses ein Stadium, das eine unverkennbare Aehnlichkeit mit Bildern besitzt, welche die Wirbelentwickelung der Elasmobranchier bietet (Fig. 208 und 306). Es wurde hierauf bereits bei den Holocephalen und Squaliden hingewiesen und die Knochenzone zwischen primärem Wirbel und Bogenbasen bei Sphenodon mit der Mittelzone des Elasmobranchierwirbels verglichen, der primäre Wirbel selbst jedoch der Innen-, die Bogenbasen der Außenzone jener Fischwirbel an die Seite gestellt.

Allmählich breitet sich die Verknöcherung bezw. Verkalkung im Inneren des Wirbelkörpers, aber auch auf den primären Wirbel und einen großen Teil der ihn umgebenden Bogenbasen aus; auch der früher besprochene Chordaknorpel wird von ihr ergriffen (Fig. 307 a).

Bevor sich jedoch alle diese Veränderungen vollziehen, haben sich an der ventralen äußeren Knochenplatte genau in der Mitte des Wirbels links und rechts von der sagittalen Mittellinie zwei Oeffnungen — vielleicht entsprechend der wahrscheinlichen Entstehung dieses Knochens von zwei Stellen aus — gleichsam hineingefressen. Da in ihnen sich von Anfang an Gefäße befinden, so ist es wahrscheinlich, daß von diesen aus auch ihre Entstehung eingeleitet wird. An der dorsalen Lamelle bilden sich ebenfalls zwei derartige Oeffnungen. Mit Hilfe jener Gefäße, die wohl direkt von den ursprünglichen Intersegmentalgefäßen abzuleiten sind, beginnt von den vier Löchern aus eine Zerstörung des verkalkten Knorpels im großen Maßstabe. Die Zellwände öffnen sich, und aus ihnen treten die Zellkerne, mit mehr oder

weniger Protoplasma umgeben, heraus und werden zu Markzellen (Fig. 305). Diese sammeln sich anfangs in dem Markraum, später treten sie aus diesem aber unter allen Anzeichen amöboider Bewegung heraus und gelangen in ein eigentümliches, den Wirbeln außen anliegendes Bindegewebe von netzartigem Aussehen, das in älteren Stadien auch in die Markräume hinein wandert.

Die an den vier äußeren Oeffnungen beginnenden Markräume schreiten bei ihrem Vordringen genau an der Grenze des primären Wirbelkörpers vorwärts, dringen aber nicht in ihn hinein, so daß dieser allmählich von dem übrigen Wirbel mit Ausnahme seiner beiden Enden zum größten Teil wieder herausgelöst wird (Fig. 305).

Die beiden von der ventralen Seite ausgehenden Markgänge vereinigen sich allmählich zwischen der Knochenlamelle und dem primären Wirbelkörper und legen ihn unten frei; an der dorsalen

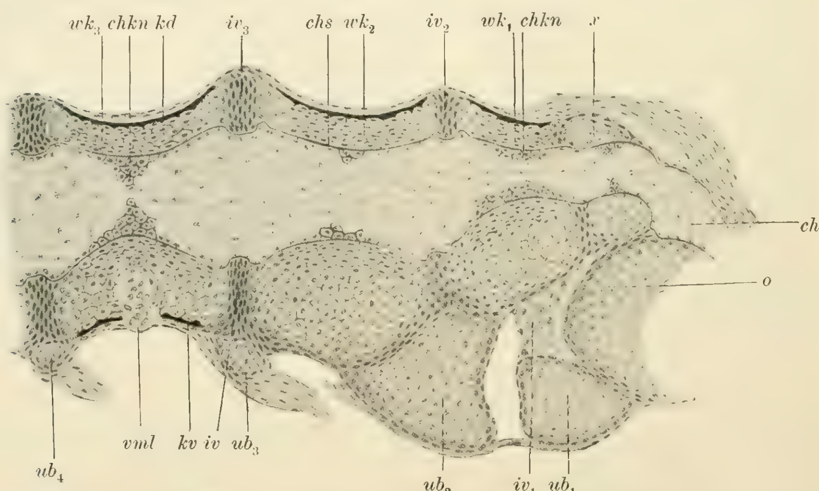


Fig. 309. Sagittaler Längsschnitt durch die ersten Halswirbel von einem Sphenodonembryo mittleren Stadiums. Vergr. 63mal. *ch* Chorda. *chs* Chordascheide. *chkn* Chordaknorpel. *wk* Wirbelkörper. wk_1 Atlaskörper, verschmilzt später mit wk_2 und bildet dessen Processus odontoideus. *x* vorderster, mehr oder weniger deutlich abgesetzter Teil des Atlaskörpers; der mutmaßliche Körper eines ehemals noch vor dem Atlas gelegenen Wirbels. *ub* untere Bögen oder hypochordale Spangen. ub_1 verwächst mit den losgelösten oberen Bögen des ersten Halswirbels. *iv* intervertebrale Zone (Zwischenwirbelkörper), dem die unteren Bögen oder Spangen angefügt sind. iv_2 verschwindet später beim Verwachsen des ersten und zweiten Körpers völlig, aus iv_1 dagegen wird das Lig. transversum atlantis gebildet. *o* Occipitale. *kd* und *kv* dorsale und ventrale periostale Knochenlamelle des Wirbelkörpers. *vml* ventrale Oeffnung des Markraums.

Seite geschieht dasselbe, und indem sich dann die beiden Systeme auch miteinander vereinigen, wird schließlich der primäre Wirbelkörper nur noch durch wenige Brücken mit den ihn umgebenden Bogenbasen verbunden.

Die vier Marklöcher bleiben lange Zeit hindurch bestehen, und selbst noch bei alten Tieren findet man an jedem Wirbel zwei ihn dorsoventral in der Mitte durchbohrende Kanäle (Fig. 307 a). In demselben Maße, wie der Knochen von außen her sich durch Auflage neuer Schichten seitens des Periosts vergrößert, wird er im Innern durch die

Markbildung wieder aufgelöst. So sind auch bei älteren Tieren zwischen dem primären Wirbelkörper und den knöchernen Bogenbasen große Markräume vorhanden, die nur hier und da unterbrochen werden von Knochenbalken; letztere sind wahrscheinlich dadurch entstanden, daß die Verknöcherung sich von der äußeren perichondrotischen Knochenplatte aus auch auf die stehen gebliebenen Knorpelstützen nach innen hin ausdehnte.

Wann eine wirkliche „enchondrotische" Verknöcherung beginnt, oder ob eine solche überhaupt auftritt, ist ungewiß.

Nach den Angaben von RATHKE (1839, 1848, 1866), GEGENBAUR (1862) und namentlich GOETTE (1897) scheint auch bei anderen Reptilien die Verknöcherung nicht wesentlich verschieden zu verlaufen;

Fig. 310.

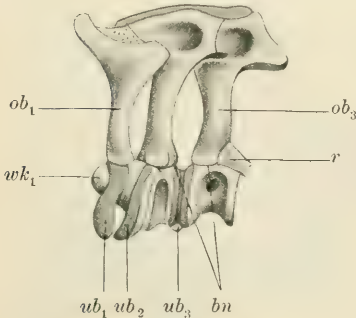


Fig. 311.

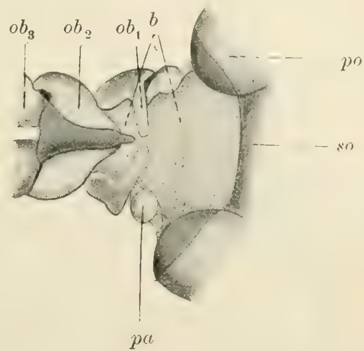


Fig. 310 u. 311. Die ersten Halswirbel zweier Sphenodonembryonen, die kurz vor dem Ausschlüpfen standen. Vergr. etwa 11mal. Das Präparat Fig. 310 war etwas eingetrocknet, wodurch der (mit dunklem Farbenton angegebene) Knorpel etwas geschrumpft war und die darunter liegenden knöchernen Teile sichtbar werden ließ. Fig. 310 stellt eine Ansicht von der linken Seite, Fig. 311 eine solche von oben dar. wk_1 erster — Atlas — Wirbelkörper. *ub* untere Bögen oder hypochordale Spangen. ub_1 — zum größten Teil noch knorpelig — ist mit dem ersten oberen Bogen (ob_1) verschmolzen und bildet mit diesem zusammen den Atlasring. *r* Rippe. *bn* Naht zwischen oberen Bögen und Wirbelkörpern. *b* (in Fig. 311) bindegewebige Membran, die sich zwischen dem Hinterhaupt und den ersten Wirbeln ausspannt (punktiert). *pa* „Proatlas". *so* und *po* Supra- und Pleuraoccipitale.

im besonderen geht es aus ihnen hervor, daß sie mit der Ablagerung von periostaler Knochenlamellen ihren Anfang nimmt. Nach außen mündende Markräume beschrieb RATHKE bei der Natter schon 1839.

Auf die Verknöcherung der Wirbel bei den Vögeln und Säugetieren kommen wir weiter unten noch zu sprechen. —

Eine besondere Betrachtung verlangen die beiden ersten Halswirbel, der Atlas und Epistropheus, die bei den Amnioten eine von den Anamniern völlig abweichende Ausbildung und Entwickelung zeigen. Als typisches Beispiel sei wieder Sphenodon gewählt (Fig. 309—312).

In frühen Stadien zeigen auch die beiden ersten Wirbel keine Abweichung von den anderen, nur daß ihre unteren Bögen oder subchordalen Spangen bedeutend stärker ausgebildet sind, als es bei den übrigen der Fall ist. Allmählich macht sich dann eine Lockerung zwischen den oberen Bögen und dem Wirbelkörper am ersten Wirbel bemerkbar, die so weit geht, daß sich diese beiden Elemente völlig

voneinander trennen. (Vielleicht ist die Stelle, an der dies geschieht, identisch mit jener, an welcher bei den anderen Wirbeln während der Verknöcherung sich eine Sutur zwischen Körper und oberen Bögen entwickelt.) Statt dessen verwachsen dann die oberen Bögen mit der zu diesem Wirbel gehörigen subchordalen Spange und bilden mit dieser zusammen einen geschlossenen Ring, den Atlasring. Der frei gewordene Körper aber verschmilzt mit dem Körper (und einem kleinen ventralen Teil der oberen Bögen) des zweiten Wirbels und bildet an ihm einen Zahnfortsatz (Dens, Processus odontoideus); dadurch ist dieser zum Epistropheus geworden.

Die erste subchordale Spange oder das nunmehrige „untere Verschlußstück des Atlas" artikuliert kranialwärts mit dem Hinterhaupts-

Fig. 312.

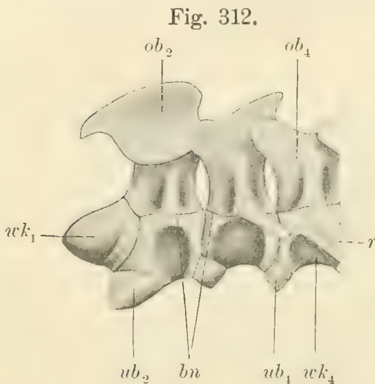


Fig. 313.

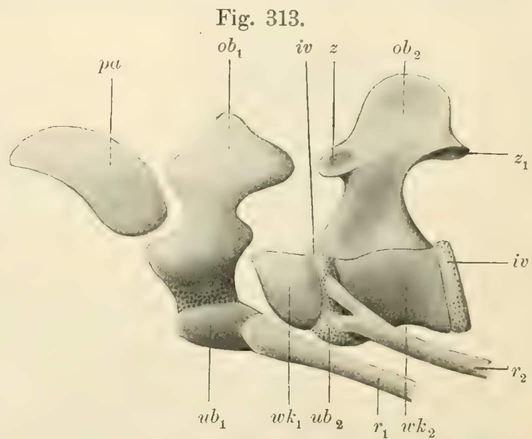


Fig. 312. Die ersten Wirbel eines 23 cm langen Sphenodon (Trockenpräparat); es sind nur die knöchernen Teile abgebildet. *wk* Wirbelkörper. wk_1 Körper des Atlas mit dem 2. Wirbel verschmolzen. *ub* untere Bögen oder „hypochordale Spangen". *ob* obere Bögen. Der erste obere Bogen und die erste Spange sind nicht abgebildet. *r* Rippe. *bn* Naht zwischen oberen Bögen und Wirbelkörpern.

Fig. 313. Die ersten Halswirbel von einem 22 cm langen Alligator lucius. Vergr. 7mal. Der Knorpel ist punktiert. *wk* Wirbelkörper. *ub* untere Bögen oder Spangen. *iv* Intervertebralscheiben oder Menisci (= Zwischenwirbelkörper). *r* Rippen. *ob* obere Bögen. *z* und z_1 Gelenkfortsätze (Zygapophysen). *pa* linke Proatlashälfte.

bein und kaudalwärts mit einer breiten Gelenkfläche der zweiten Spange, die eine außerordentliche Größe erreicht (Fig. 309 u. 310). Der zwischen dem ersten und zweiten Wirbel befindliche „Zwischenwirbelkörper" (Fig. 309), dem die zweite Spange ursprünglich in derselben Weise angeheftet war, wie wir es oben bei den übrigen intervertebral gelegenen unteren Bögen kennen gelernt haben, nur daß sie entsprechend ihrer Größe ihn auch weiter dorsal umfaßte, bildet sich immer mehr und mehr zurück und verschwindet später völlig, so daß erster und zweiter Wirbelkörper dann in unmittelbarer Berührung stehen.

Der erste, zwischen dem Hinterhaupt und dem Atlaskörper gelegene „Zwischenwirbelkörper" (Fig. 309 iv_1) geht dagegen nicht gänzlich verloren, sondern in Verbindung mit der zu ihm gehörenden ersten Spange bildet er sich in das teils knorpelige, teils bindegewebige Ligamentum transversum atlantis um, welches von der vordersten

Spitze des Zahnfortsatzes durchbohrt wird; dasselbe ist also homolog den übrigen Zwischenwirbelkörpern oder Menisci, worauf bereits JÄGER (1858) hinwies.

An dem dorsalen Ende der ersten und zweiten Zwischenwirbelspange finden sich bei Sphenodon bindegewebige Stränge, die offenbar die Stelle von Rippen vertreten, da ihre Lage dieselbe ist, wie die der ersten knorpeligen Rippe am dritten Wirbel, nur daß letztere vom Wirbelkörper abgeht. Bei den beiden ersten Wirbeln stehen demnach die beiden Elemente des Komplexes der unteren Bögen — Rippe und Spange — miteinander in Verbindung.

Noch deutlicher wird man dieses bei den Crocodiliden gewahr (Fig. 313). Bei ihnen besitzt sowohl der erste, als auch der zweite Halswirbel seine wohl ausgebildete Rippe. Daß das erste Rippenpaar an der zu ihm gehörigen Spange — dem „unteren Schlußstück des Atlas" — sitzt, ist ohne weiteres klar. Früher glaubte man — und die Mehrzahl der bis jetzt vorhandenen Abbildungen stellen es so dar — daß auch das zweite Rippenpaar ebenfalls zum Atlas gehöre, da es seinem Körper — dem Zahnfortsatz des Epistropheus — angeheftet wäre. In Wirklichkeit ist das jedoch nicht der Fall. An geeigneten Präparaten (Fig. 313) sieht man, daß das Zwischenwirbelstück zwischen dem ersten und zweiten Wirbelkörper (welches später allerdings gänzlich verschwindet) in der Jugend von nicht unbeträchtlicher Größe ist, und daß auch ihm, wie bei anderen Reptilien, ventral eine große, knorpelige Spange angefügt ist. Mit diesem Zwischenwirbelstück sind nun die zweiten Rippen verbunden und müssen demnach auch dem zweiten Wirbel zugezählt werden, trotzdem sie später, wenn der erste und zweite Wirbelkörper synostotisch miteinander vereinigt sind, dem ersten der beiden, dem Zahnfortsatz, aufsitzen. GADOW (1896) hat zum ersten Mal die eben geschilderten Verhältnisse beim Krokodil richtig gedeutet.

Auch nach dem Verwachsen mit dem zweiten Wirbel verleugnet der Zahnfortsatz nicht seine Natur als Wirbelkörper. Seine Verknöcherung findet ebenso statt (bei Sphenodon) wie bei allen übrigen; auch er erhält zunächst eine ventrale und eine dorsale periostale Knochenlamelle, von denen aus die Knochenbildung ebenso weiterschreitet, wie es oben geschildert wurde, und auch auf die Chorda hinübergreift. Es finden sich auch die beiden ihn dorso-ventral durchbohrenden Markkanäle wieder. Am Körper des Epistropheus selbst aber werden diese durch das weite Hinübergreifen der hypochordalen Spange gezwungen, an der ventralen Seite von der Mitte weg an das kaudale Ende des Körpers zu rücken, wo sie sich vereinigen und in einer Oeffnung nach außen münden. —

Zur Geschichte der Forschungen über den Atlas und den Epistropheus der Amnioten sei erwähnt. daß bereits CUVIER die Meinung aussprach, der Zahnfortsatz des Epistropheus wäre in Wirklichkeit der Atlaskörper. Doch war es erst RATHKE, der in seiner Entwickelungsgeschichte der Natter (1839) die Vorgänge, welche sich bei der Umbildung des ersten und zweiten Halswirbels vollziehen, deutlich schilderte. Er war es auch, welcher das „untere Schlußstück des Atlasringes" bereits für einen modifizierten unteren Dornfortsatz, das heißt also für das Rudiment eines unteren (Hämal-)Bogens richtig ansprach. Bei seinen Studien über die Entwickelungsgeschichte der Schildkröten (1848) und Krokodile (1866) konnte er die bei der Natter

gewonnenen Resultate nur bestätigen. Bergmann (1845) übertrug die Rathke'schen Anschauungen auch auf die höheren Amnioten. Hier war es aber vor allem Froriep, welcher in exakter Weise die Entwickelungsvorgänge am ersten und zweiten Wirbel aufhellte. Nach seiner Darstellung unterscheiden sich die Vögel (1883) hierin kaum wesentlich von den Reptilien, wenn wir für diese die oben gegebene Schilderung von Sphenodon zu Grunde legen (Fig. 314, 315). Froriep

Fig. 314.

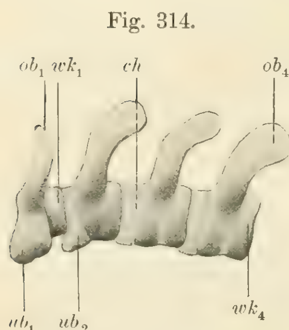


Fig. 315.

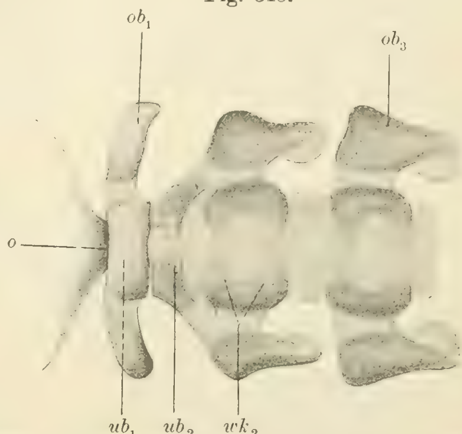


Fig. 314 u. 315. Die ersten Halswirbel von zwei Vögeln. Fig. 314 von einem jungen Embryo von Anous stolidus, Fig. 315 von einem noch etwas jüngeren von Sula cyanops. Vergr. bei Fig. 314 18mal, bei Fig. 315 33mal. Fig. 314 bietet eine Ansicht von der linken Seite, Fig. 315 von unten. Beides sind Methylenblaupräparate (Van Wijhe), zeigen also vornehmlich nur knorpelige Teile. *wk* Wirbelkörper; durch die Färbung hebt sich von ihnen eine vordere und hintere Partie ab; ebenso sieht man dadurch (Fig. 315), daß die knorpeligen Bogenbasen den Körper an der ventralen Seite noch nicht völlig umwachsen haben. wk_1 Atlaskörper; auf Fig. 314 noch nicht völlig mit dem 2. Wirbelkörper verwachsen, obgleich er sich bereits von seinen oberen Bögen gelöst hat; auf Fig. 315 ist der Atlaskörper durch die Spangen verdeckt. *ob* obere Bögen. *ub* untere Bögen oder „hypochordale Spangen“; in Fig. 315 ist die 2. Spange mit dem Körper noch wenig verschmolzen und zeigt außerdem deutlich ihr Entstehen aus einer rechten und linken Hälfte. *ch* Chorda. *o* Hinterhaupt.

zeigte dabei unter anderem auch, daß der Teil des zweiten Wirbels, auf dem der Atlas artikuliert, nicht dem Körper jenes Wirbels angehöre, sondern ein besonderes Element darstelle — was vor ihm bereits Jäger (1858) betont hatte — nämlich die hypochordale Spange der zweiten Bogenanlage sei.

Für die Säugetiere wies ebenfalls Froriep (1886) beim Rinde nach, daß der Entwickelungsvorgang im ganzen derselbe sei wie bei den Vögeln, daß aber folgender, nicht unwichtiger Unterschied dabei vorkäme: Im Gegensatz zu den Vögeln, bei denen die zweite hypochordale Spange einen wesentlichen und dauernden Bestandteil des Epistropheus ausmacht, schwindet sie bei den Säugetieren vollständig. Dagegen verbreitert sich der Körper des ersten Wirbels an seinem kaudalen Ende beim Anschluß an den zweiten ungeheuer und überlagert nicht nur ihn, sondern auch die Bogenhälften, so daß der kranialwärts schauende Teil des Epistropheus, der die Gelenkfläche für den Atlasring trägt, ausschließlich vom Körper der

ersten Bogenanlage gebildet wird. Die Articulatio atlanto-epistrophica ist daher nur teilweise homolog mit derjenigen der Vögel und Reptilien; bei diesen ist die Gelenkverbindung intervertebral, bei den Mammalien intravertebral (Gadow). Froriep korrigierte außerdem auch die von Hasse (1873) gemachten Angaben, daß sich vom Körper der ersten Wirbelanlage nicht nur der Zahnfortsatz, sondern auch der „untere Atlasbogen“ und das Lig. transversum ableiten. —

Wenn wir noch einmal zu Sphenodon zurückkehren, so müssen wir dort noch auf eine Erscheinung hinweisen, die sich am vordersten Ende des Zahnfortsatzes bemerkbar macht. In gewissen Stadien (Schauinsland 1900) erscheint nämlich sein vorderstes Ende merklich abgesetzt (Fig. 309), so daß es den Anschein erweckt, als wäre hier in früherer Zeit noch eine weitere Verschmelzung erfolgt, als bestände er nicht nur aus einem, sondern aus zwei Wirbelkörpern, von denen der vordere allerdings bereits stark in Rückbildung begriffen sei. Wir kommen damit zu der Frage nach dem Proatlas (P. Albrecht 1880), jenes hypothetischen Wirbels, von dem man annimmt, daß er ehemals zwischen dem jetzigen Atlas und dem Hinterhaupt bei den Amnioten vorhanden gewesen wäre, und von dem jetzt nur noch wenige Reste Zeugnis geben. Seit Rathke kannte man bei den Crocodiliden ein anfangs paariges (Fig. 313), bald aber dorsal miteinander verschmelzendes Skelettstück, zwischen dem Exoccipitale und den oberen Atlasbögen. Aehnliche, aber kleinere Gebilde wies P. Albrecht (1883) bei Sphenodon nach und sprach sie dort als Reste eines untergegangenen Wirbels an. Auch bei anderen, meistens ausgestorbenen Reptilien und selbst bei Säugetieren fand man solche Elemente auf (man vergleiche die Litteratur über den Proatlas bei Baur 1895, Gadow 1896, Weiss 1901), ohne jedoch bei ihrer Deutung zu übereinstimmenden Anschauungen zu gelangen.

Bei Sphenodon (Schauinsland 1900) treten jene Skeletteile ziemlich spät auf und erscheinen als Knorpel von zwar wechselnder, meistens aber dreieckiger Gestalt. Die eine Spitze dieses Dreiecks legt sich an das Pleuroccipitale, die zweite an den Atlasbogen, und die dritte ragt frei in den Raum zwischen Schädel und Atlas hinein. Nach der Verknöcherung ist die Gestalt mehr linsenförmig (Fig. 311). Es liegt nun thatsächlich nahe, diese Stücke für die rudimentären oberen Bögen eines Wirbels zu halten, dessen ebenso oder selbst noch in stärkerer Weise rückgebildeter Körper in dem oben erwähnten kranialen Ende des Zahnfortsatzes zu suchen ist (Fig. 309). Jene Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch einen zweiten derartigen Fund. Weiss (1901) sah bei der Ratte den vordersten Abschniit des Proc. odontoideus ebenfalls und zwar in recht starker Weise von dem übrigen Teil abgesetzt und deutet ihn auch als den Rest eines postoccipitalen Wirbelkörpers. —

Wenden wir uns nunmehr der intervertebralen Verbindung bei den Amniotenwirbeln zu, so finden wir die einfachsten Verhältnisse unter den Reptilien bei Sphenodon. Wie bereits früher mitgeteilt wurde, entwickelt sich der „Zwischenwirbel“ genau in der Mitte des ursprünglichen Ursegments (Fig. 299). Die Perichordalzellen beginnen an dieser Stelle gegenüber denen der vertebralen Partieen sich histologisch zu differenzieren. So entsteht der „Zwischenwirbelkörper“, der mehr oder weniger von den Basen der unteren Bögen (Spangen) umwachsen wird (Fig. 303). An der Verknorpelung

oder Verknöcherung nimmt der Zwischenwirbel nie teil, sondern stellt eine bindegewebige, allmählich in die beiden benachbarten Wirbelenden übergehende Scheibe dar, die als Intervertebralligament funktioniert.

Eine ähnliche Ausbildung der intervertebralen Partieen weisen fast nur noch die Ascalaboten auf; sie und Sphenodon erinnern darin thatsächlich an die perennibranchiaten Amphibien, mit denen sie ja auch die amphicölen Wirbelkörper teilen. Allerdings wird diese Amphicölie in älteren Stadien bei Sphenodon dadurch verringert, daß das intervertebrale Gewebe etwas nach innen in den knöchernen Doppelkegel hineinwächst und dort die Chorda mehr oder weniger stark verdrängt.

Bei den übrigen Reptilien sind die intervertebralen Bildungen komplizierter. Bei Lacerta wurde ihre Entwickelung von Goette (1897) untersucht. Er wies zunächst nach, daß die intervertebralen Teile nicht die unverkalkten Reste eines ursprünglich kontinuierlichen Knorpelrohres seien, sondern von vornherein als Intervertebralligamente angelegt werden. Man darf daher bei Reptilien nicht von einem Intervertebralknorpel (Gegenbaur 1862) sprechen. Jeder ursprüngliche, die Chorda einschließende Intervertebralring wird bei Lacerta nachträglich noch umgeben von einem Außenwulst, der eine intervertebrale Verdickung des Perichondriums darstellt. Die Gelenkbildung erfolgt in der Weise, daß der Intervertebralring und Außenwulst unter Form- und Gewebsveränderung mit dem vorhergehenden Wirbelkörper als dessen Gelenkkopf (kraniale Sklerotomhälfte? Schauinsland) verschmelzen, während die Pfanne aus dem dahinter gelegenen Wirbelkörper (kaudales Sklerotomstück? Schauinsland) hervorgeht (procöler Wirbel, Fig. 293).

Auch über die Krokodile macht Goette Mitteilungen. Bei ihnen bleiben die Intervertebralringe, die sich bei den Sauriern in die Gelenkköpfe verwandeln, zeitlebens erhalten. Der Meniscus, der im erwachsenen Krokodil je zwei Wirbelkörper trennt, ist nach ihm dem Intervertebralring und Außenwulst von Lacerta gleichzusetzen. Dies wird auch dadurch bestätigt, daß noch im Fötalleben ein äußerer fester Ring (der zum ersten Mal von Gegenbaur [1867] erwähnt wurde, während der Meniscus selbst zuerst durch Rathke [1866] beschrieben worden ist) sich von dem übrigen Meniscus ablöst. Bei diesen Angaben Goette's verlangt noch der Umstand Aufklärung, daß ja auch bei den Krokodilen neben dem Meniscus noch Gelenkköpfe und Pfannen vorkommen, die sich ja eben bei Lacerta zum größten Teil aus dem Intervertebralring bilden. Gegenbaur (1867) nahm somit auch an, daß, während sich der „Intervertebralknorpel" bei den Anuren, Schlangen und Eidechsen in zwei den beiden benachbarten Wirbelkörpern zufallende Abschnitte teilt, bei den Krokodilen noch ein dritter intermediärer, der Meniscus, daraus hervorgeht. Er zeigte auch, daß der von Rathke gemachte Hinweis auf die große Aehnlichkeit zwischen dem Meniscus der Krokodile und der Säugetiere in der Hinsicht eingeschränkt werden müßte, als bei ersteren die Scheibe ohne Zuthun der Chorda sich entwickele und daher auch fester sei, bei letzteren jedoch unter Anteilnahme derselben.

So notwendig weitere Untersuchungen für die Aufklärung der Entwickelungsverhältnisse bei den Krokodilen und Schildkröten, welche ganz ähnliche Verhältnisse aufweisen, sind, so wünschenswert erscheinen sie auch für die übrigen Amniotenabteilungen. —

Auch die Vögel besitzen zwischen den Wirbeln neben den bestehenden Gelenken, die am Halse eine komplizierte Sattelform annehmen, Bandscheiben (Menisci); sie schließen sich darin also näher den Schildkröten und Krokodilen als den Sauriern und Schlangen an. Die Scheiben bestehen aus einem äußeren, teils bandartigen, teils faserknorpeligen Teil und einem inneren longitudinalen, zuerst von G. JÄGER (1858) beschriebenen Strang (Ligamentum suspensorium), der anfangs noch Chordareste einschließt. In späterer Zeit erlangt die Wirbelsäule der Vögel, abgesehen von der Halsregion, die stets einen hohen Grad von Beweglichkeit aufweist, eine gewisse, durch die Flugtätigkeit bedingte Starrheit; die einzelnen Wirbel lassen sich kaum gegeneinander verschieben und verwachsen in der Lendenregion meistens vollständig. —

Bei den Säugetieren setzt sich die Tendenz zur Gelenkbildung nicht weiter fort, echte Gelenke kommen bei ihnen nirgends mehr vor; meistens sind die Wirbelenden eben oder leicht konkav, und nur am Halse der Ungulaten finden sich opisthocöle Wirbelkörper, wodurch aber die für alle Säugetiere charakteristische intervertebrale Wirbelverbindung nicht beeinflußt wird. Diese wird überall durch Scheiben, die Fibrocartilagines intervertebrales, hergestellt, die sich dort ent-

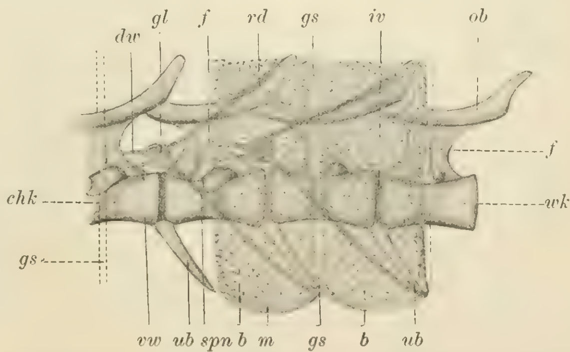


Fig. 316. Einige Schwanzwirbel eines älteren Sphenodonembryos von der linken Seite. Vergr. 12mal. *wk* Wirbelkörper. *chk* Chordaknorpel. *ob* obere Bögen. *ub* untere Bögen. *b* dicke Bindegewebslage, die aus den lateralen Teilen der Sklerotome entstanden ist und die Wirbelsäule allseitig umgiebt. *gs* eine durch die Lage der Zellen stark markierte Abgrenzung innerhalb derselben; sie entspricht genau den ursprünglichen Ursegmentgrenzen und geht lateral in die Myosepten über. Beim Brechen des Schwanzes liegt hier die Bruchstelle, die den Wirbel in zwei, ebenfalls durch eine Furche (*f*) markierte Hälften zerlegt und den Wirbelkörper in der Mitte des Chordaknorpels (*chk*) trifft. *spn* Spinalnerv. *rd* Ramus dorsalis desselben. *gl* Spinalganglion. *vw* und *dw* ventrale und dorsale Wurzel desselben. *m* Muskeln.

wickeln, wo ehemals die Centren der „primitiven Wirbelkörper" (= Sklerotome) sich befanden (O. SCHULTZE). Sie bestehen aus einem centralen, weichen Kern (Nucleus gelatinosus), der zum großen Teil aus intervertebralen Wucherungen der Chorda (Fig. 322, 323) hervorgeht (LÖWE 1879, LEBOUQ 1880), und aus einer äußeren umfangreicheren Partie, an der man wiederum (LÖWE) eine periphere Faserzone (Fig. 322, 323) von einer mehr central gelegenen Faserknorpelzone unterscheiden kann. Letztere bildet sich, da bei den Säugetieren (ob bei allen?) die vorher getrennten Wirbelkörper in einem bestimmten, aber schnell vorübergehenden Stadium auch intervertebral durch Knorpel verbunden sind (Fig. 322), erst allmählich aus diesem heraus. —

Es ist notwendig, noch auf eine Erscheinung einzugehen, die sich

Fig. 317a.

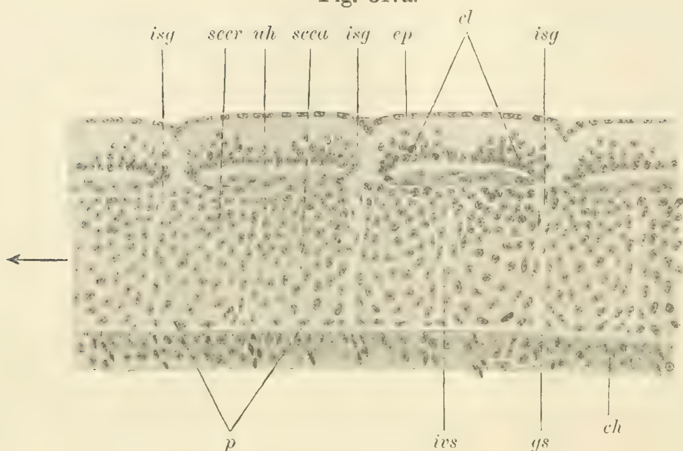


Fig. 317b.

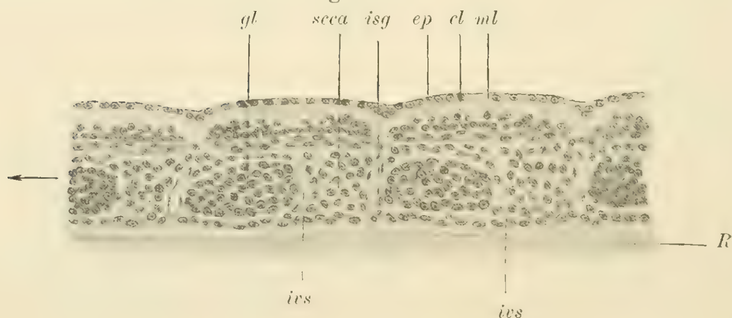


Fig. 318.

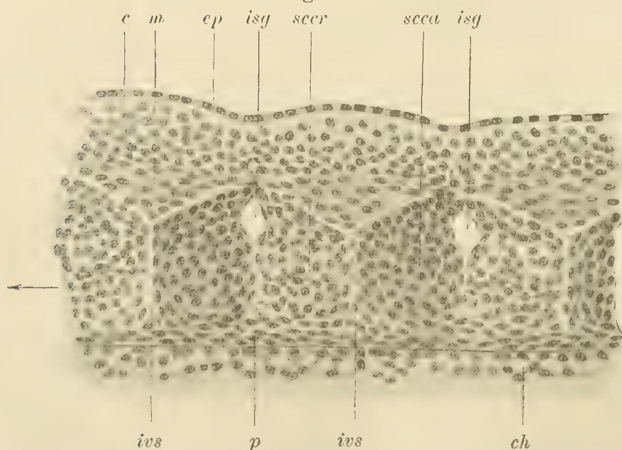


Fig. 317a u. b und Fig. 318. Zwei frontale Längsschnitte durch die Wirbelsäule eines 0,5 cm langen Albatrossembryos (Diomedea immutabilis) und ein ebensolcher Schnitt durch die Wirbelsäule eines Embryos von Puffinus cuneatus (Fig. 318), der älter war als der Albatross. Es ist immer nur die rechte Hälfte der Schnitte abgebildet. Die Schnitte in Fig. 317a und 318 verlaufen in der Höhe der Chorda,

Schnitt Fig. 317b durch das Rückenmark. Vergr. bei Fig. 317a und b 112mal, bei Fig. 318 78mal. Der Pfeil deutet die Richtung kranialwärts an. *ch* Chorda. *R* Rückenmark. *cl* Cutislamelle des Ursegments, teilweise in Auflösung begriffen in Fig. 317a und b, völlig aufgelöst in Fig. 318. Man beachte die Zweiteilung der Cutislamelle auf Fig. 317a und b. *ml* Muskellamelle. *m* Muskeln. *uh* Urwirbelhöhle. *isg* Intersegmentalgefäße. *gs* Grenze der ursprünglichen Ursegmente bezw. Sklerotome. *ivs* Intervertebralspalte. *sccr* und *scca* die durch letztere abgeteilte kraniale und kaudale Sklerotomhälfte; die kaudale ist im Rumpf meistens dunkler gefärbt (Fig. 318) wie die kraniale; letztere wird in der Höhe des Rückenmarks fast völlig durch das spinale Ganglion (*gl*) verdrängt (Fig. 317b) und findet wahrscheinlich später hauptsächlich zur Bildung der intervertebralen Partieen Verwendung. *spn* Spinalnerv. *p* Perichordalzellen. Man vergleiche auch die Figuren 298—300.

an den Schwanzwirbeln vieler Lacertilierfamilien und außerdem auch bei den Ascalaboten und bei Sphenodon vorfindet. Schon Cuvier machte auf das leichte Abbrechen des Eidechsenschwanzes und die damit zusammenhängende Querteilung der Schwanzwirbel aufmerksam. Später wurde dieses Verhalten namentlich von Stannius und Hyrtl (1852), dann von Gegenbaur (1862), H. Müller (1864), Gadow (1896) u. A. näher untersucht und beschrieben. Danach stellte es sich heraus, daß beim Abbrechen des Schwanzes die Trennung nicht etwa im Bereiche eines Gelenkes, sondern innerhalb eines Wirbelkörpers sich vollzieht; letzterer wird dabei in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt geteilt, und zwar liegt die Bruchstelle dort, wo der Chordaknorpel, bezw. Chordaknochen, oder der später an seine Stelle tretende große Markraum (Gegenbaur) sich befindet (Fig. 307, 316). Oft ist dieses gerade die Mitte des Wirbelkörpers (Sphenodon, Gecko); bei den Lacertiliern jedoch, deren Wirbelenden mehr oder weniger stark zur Gelenkbildung in Anspruch genommen werden, erfolgt durch den Bruch häufig eine Zerlegung des Wirbels in zwei ungleiche Hälften, eine kleinere vordere und eine größere hintere. Der Verlauf der Bruchlinie kann übrigens auch an den noch unverletzten Wirbeln schon deutlich aus einer breiten Querspalte, die die äußeren Knochenschichten des Wirbels durchsetzt, erkannt werden. Die oberen Wirbelbögen und das Wirbelbogendach werden ebenfalls in zwei Teile zerlegt, wobei der Dornfortsatz dem hinteren Stück angehört; ebenso bleiben meistens auch die Seitenfortsätze dem kaudalen Wirbelabschnitt angefügt. Es können bisweilen aber auch Abweichungen davon eintreten, indem einerseits auf jedem der beiden Stücke des Wirbelbogendaches ein Dornfortsatz sich befindet, andererseits auch die Seitenfortsätze, zum mindesten an ihrer Basis, einer Teilung unterworfen werden.

Innerhalb des die Schwanzwirbelsäule umgebenden Gewebes vollzieht sich der Bruch stets im Verlauf der Myosepten und eines Gewebestranges, der das Bindegewebe von dem medialen Ende eines Myoseptums bis zur Mitte des knöchernen Wirbelkörpers und der dort vorhandenen Kerbe durchzieht (Fig. 301, 316) und der oft durch die Anordnung seiner Zellen den Anschein erweckt, als ob in ihm ein Spalt verläuft.

Während man früher allgemein der Ansicht war, daß das leichte Brechen des Schwanzes und die dieses bedingende gewebliche Veränderung eine erst im späteren Leben sich entwickelnde sekundäre Erscheinung wäre, konnte es bei Sphenodon erwiesen werden (Schauinsland 1900), daß das thatsächlich nicht der Fall sei, sondern daß es sich vielmehr dabei um die Erhaltung ursprünglicher Verhält-

nisse handele. Es läßt sich dartun, daß der Bruch an der Grenze zweier ehemaliger Ursegmente, bezw. Sklerotome, erfolgt, die an dem Schwanzende nicht so intensiv miteinander verlöten, wie an den anderen Stellen. Diese Anschauungen fanden beim Gecko durch Baldus (1902) vollständige Bestätigung und weitere Begründung. —

Nachdem auf den vorigen Seiten bereits viele Angaben über die Wirbelsäulenentwickelung auch der höheren Amnioten gemacht worden sind, wird es genügen, jetzt nur noch auf wenige Punkte ergänzend hinzuweisen. Die letzte Arbeit, welche sich eingehend mit der Entwickelung des Achsenskelettes der **Vögel** beschäftigte, war die von Froriep (1883). Nach ihm vollzieht sich diese beim Huhn, mit wenigen Worten gesagt, auf folgende Weise: In den ersten Brüttagen ist die Chorda mit ihrer Scheide noch das eigentliche stützende

Fig. 319.

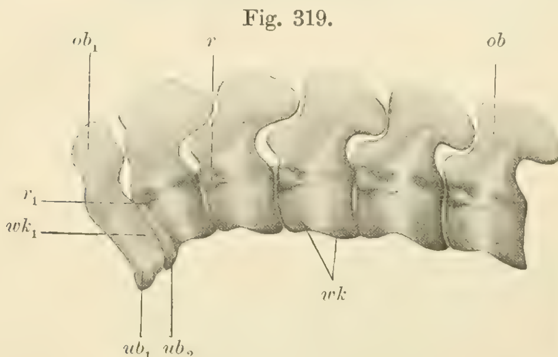


Fig. 321.

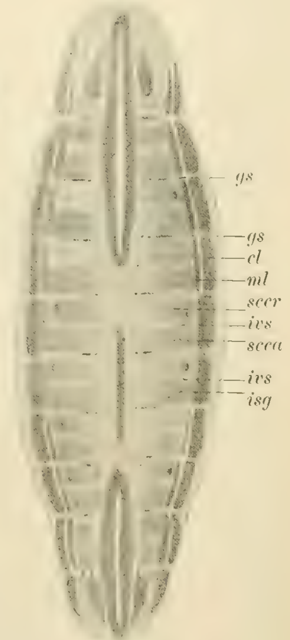


Fig. 320.

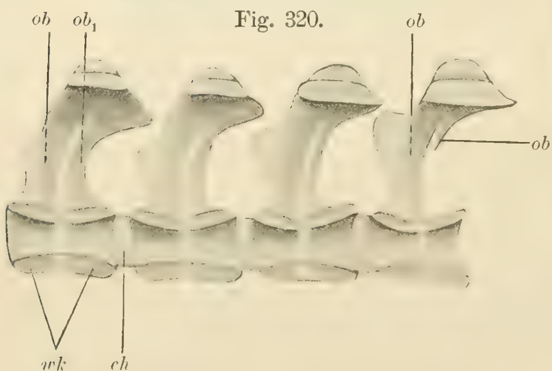


Fig. 319 u. 320. Die ersten Halswirbel eines jungen Embryos von Haliplana fuliginosa (Fig. 319) und die rechte Seite von vier, in der Mitte halbierten Rumpfwirbeln eines 8-tägigen Hühnerembryos (Fig. 320). Vergr. 22mal. Methylenblaupräparate (Van Wijhe). Durch die Färbung ist sowohl im Körper (*wk*) als auch im Bogenknorpel eine vordere größere und eine hintere kleinere Partie bemerkbar (*ob* und ob_1 in Fig. 320). *ch* Chorda. Man beachte in Fig. 320 die amphicöle Gestalt der Wirbelkörper in diesem Stadium. *ub* untere Bögen oder Spangen. *r* Rippen. r_1 (Fig. 319) steht mit der dorsalen Ecke der 2. Spange in Verbindung. r_1 ist jedoch nicht knorpelig, sondern nur sehnenartig. ob_1 (in Fig. 319) Atlasbogen.

Fig. 321. Frontalschnitt der Rückengegend eines 1 cm langen Schweineembryos (3. Woche). Das Rückenmark ist oben und unten getroffen, in der Mitte die Chorda. Kopie nach O. Schultze. *cl* Cutis-, *ml* Muskellamelle der Ursegmente. *isg* Intersegmentale Gefäße. *gs* Grenze zwischen den einzelnen Sklerotomen. *scer* und *scca* kraniale und kaudale Hälfte der Sklerotome; letztere stellen nach O. Schultze die Bogenanlagen dar.

Organ. Bald aber (4. Tag) finden sich daneben schräg kaudal-lateralwärts geneigte bindegewebige Stützplatten, die primitiven Wirbelbögen, an welche sich die Muskelplatten ansetzen. Anfangs stehen sie mit der Chordascheide im festen Zusammenhang, geben ihn später — Mitte des 5. Tages — aber auf, indem sich ihre perichordalen Teile lockern. Gleichzeitig damit verwandeln sie sich in Knorpel. Diese Bogenknorpel sind hufeisenförmig und setzen sich aus zwei symmetrischen Stücken zusammen, die durch eine ventralwärts unter der Chorda herübergreifende Spange, die hypochordale Spange, in Verbindung stehen. Dann erst — an der Grenze zwischen dem 5. und 6. Brüttage — kommt es zur Bildung des Wirbelkörpers in Gestalt eines unpaaren Herdes chondrogenen Gewebes, welcher zuerst an der ventralen Seite der Chordascheide, kaudalwärts neben den aus dem primitiven Wirbelbogen hervorgegangenen Gebilden auftritt. Kranialwärts reicht er bis nahe an die hypochordale Spange heran. Letztere bildet sich, abgesehen von den vordersten Halswirbeln — siehe oben die Mitteilungen über den Atlas und Epistropheus — allmählich völlig zurück, die Bogenknorpel dagegen vereinigen sich mit dem Körperknorpel, der an Umfang beträchtlich zunimmt und sich immer mehr als die eigentliche Grundlage des Wirbels darstellt. Er umfaßt die Chorda auch dorsalwärts und trägt an seinem kranialen Rande den Bogen, der in den knorpeligen Neuralbogen und die anfangs noch bindegewebige Rippenanlage gesondert ist.

Weitere Untersuchungen werden es wahrscheinlich darthun, daß die Wirbelsäulenentwickelung der Vögel sich im großen und ganzen ebenso verhält wie bei den Reptilien. Die meisten Angaben Froriep's stehen einer solchen Annahme nicht entgegen. Froriep kannte vor allem noch nicht das Vorhandensein einer Urwirbelspalte und vermochte daher auch nicht die sich aus ihr ergebenden Konsequenzen mit in Betracht zu ziehen.

Die Figg. 317—319 werden zeigen, daß die frühesten Zustände der Wirbelsäule, namentlich die Sklerotome, nicht wesentlich andere sind als bei den Reptilien. Betrachtet man aber die Abbildungen Fig. 314, 315, 319, 320, so wird man geneigt sein, dieses auch für die späteren Stadien anzunehmen. Man dürfte daher nicht fehlgehen mit der Behauptung, daß auch bei den Vögeln sich an dem Aufbau eines jeden Wirbels immer die Hälften je zweier benachbarter Sklerotome beteiligen, sowohl beim Wirbelkörper als auch bei den Wirbelbögen. Der Anteil des kaudalen Sklerotomabschnittes (kranialer Teil des fertigen Wirbels) wird den des kranialen, namentlich was die Zusammensetzung der Bögen anbelangt, wahrscheinlich meistens beträchtlich überwiegen; vielleicht wird letzterer zum großen Teil auch für den Aufbau der intervertebralen Partieen verwendet, ja es ist sogar nicht unmöglich, daß er im Rumpfe stellenweise mehr oder weniger völlig zurückgebildet wird.

Daß Froriep's hypochordale Spangen wohl bestimmt unteren Bögen gleichzusetzen sind, die durch die starke Entwickelung der Basen der oberen Bögen teils verdrängt, teils so unterdrückt werden, daß sie später meistens gänzlich schwinden und sich nur an den vordersten Halswirbeln, sowie häufig auch am Schwanze erhalten, wurde oben bereits erwähnt.

Von den Reptilienwirbeln unterscheiden sich die der Vögel durch die bedeutend stärkere und massenhaftere Entfaltung des Knorpels in

hervorragender Weise, wie auch schon von vornherein das von den Sklerotomen stammende skeletoblastische Gewebe bei ihnen beträchtlich voluminöser ist. Schwarck (1873) unterscheidet am Wirbelkörperknorpel zwei Schichten, eine innere und eine äußere; bewahrheitet sich dieses, so liegt es nahe, in der äußeren die Basen der oberen Bögen zu erblicken, die die innere, perichordale Schicht umwachsen haben (Fig. 315), so daß dann also auch noch bei den Vögeln Andeutungen eines „primären“ und „sekundären“ Wirbelkörpers sich vorfinden würden.

Die Verknöcherung der Wirbel nimmt einen anderen Verlauf als bei den Reptilien. Bei diesen begann sie mit der Ablagerung äußerer, periostaler Knochenlamellen. Bei den Vögeln dagegen geht die Verkalkung, wie es schon v. Bär (1828) genau angab und wie es von Gegenbaur (1862) und Schwarck (1871) bestätigt wurde, von der Mitte und dem Innern des knorpeligen Wirbelkörpers aus. Jener „Ossifikationspunkt“ oder „Knochenkern“ liegt in der inneren der von Schwarck beschriebenen beiden Knorpelschichten des Wirbelkörpers, von der Chordascheide noch durch eine Reihe ringförmig angeordneter Knorpelzellen getrennt (Schwarck), und breitet sich von hier aus rasch nach den Enden und nach der Peripherie des Wirbels hin aus. Es ist nicht unmöglich, daß die Stelle des ersten Auftretens der Wirbelverknöcherung bei den Vögeln der Knochenzone gleichzusetzen ist, welche bei den Reptilien (Fig. 304) zwischen dem primären Wirbel und den Bogenbasen erscheint. Es hat demnach eine Ausschaltung der peripheren Knochenablagerungen, mit denen bei den Reptilien die Verknöcherung beginnt, stattgefunden. In Bezug darauf ist es interessant, daß hin und wieder, wenn auch nur als sehr seltene Ausnahme, auch am Vogelwirbel eine solche äußere Knochenlamelle beim Beginn der Ossifizierung auftreten kann (Schwarck). Der Anfang der Bogenverknöcherung besteht sogar wahrscheinlich regulär in der Ablagerung derartiger äußerer, vom Wirbelkörper gesonderter Lamellen (Gegenbaur 1867).

Zum Schluß mag noch erwähnt werden, daß in mehr oder weniger späten embryonalen Stadien — am spätesten wohl bei den Pinguinen — die letzten Schwanzwirbel zu einem in der Sagittalebene flachen, breiten Knochen, dem Urostyl oder Pygostyl (Fig. 308), an den sich die Steuerfedern des Schwanzes fächerförmig ansetzen, verschmelzen. Eine derartige Verlötung fand bekanntlich bei Archaeopteryx noch nicht statt. Wie erstaunlich groß auch bei diesem die Zahl der Kaudalwirbel sein mag, so darf man demgegenüber die Ausbildung des Schwanzabschnittes der Wirbelsäule bei den heutigen Vögeln doch nicht unterschätzen und für so unbedeutend halten, wie es auf den ersten Blick wohl erscheinen könnte. Eine ganze Anzahl ursprünglich freier Schwanzwirbel schließt sich nämlich später dem Sacrum an, das anfangs ebenso wie bei den Reptilien nur aus zwei Wirbeln besteht, an die oder vielmehr an deren Rippen das Ilium sich anfügt. Entsprechend der Ausbreitung des letzteren längs der Wirbelsäule assimilieren sich den beiden primären Sacralwirbeln allmählich immer mehr Schwanzwirbel (wie es kranialwärts auch mit einer Reihe Rumpfwirbeln der Fall ist) und verwachsen mit diesen und auch miteinander. Rechnet man jene verschmolzenen „sekundären“ Sacralwirbel den freien Schwanzwirbeln und den zur Bildung des Pygostyls verlöteten

hinzu, so erhält man auch bei den recenten Vögeln die Zahl von etwa 18—19 ursprünglich freien Kaudalwirbeln (Wiedersheim).

Bei den **Säugetieren** verläuft nach Froriep (1886) die Entwickelung der Wirbelsäule ganz ähnlich wie bei den Vögeln. Zuerst finden sich nach ihm beim Rind als primitiver Zustand wieder bindegewebige Stützplatten, Froriep's primitive Wirbelbögen, welche von der Chorda in regelmäßigen, den intermuskulären Zwischenräumen entsprechenden Abständen schräg kaudal-lateralwärts abgehen, an deren Rändern sich die Muskelsegmente befestigen. In der Uebergangsperiode verlieren die primitiven Wirbelbögen ihren festen Halt an der Chorda, bleiben im übrigen aber als bindegewebiges Bogenpaar, das ventral durch eine hypochordale Spange geschlossen wird, bestehen. Der definitive Zustand bildet sich dadurch aus, daß der Bogen, während seine hypochordale Spange sich zurückbildet und gänzlich schwindet, in seinen lateralen Teilen knorpelig wird, und daß diese knorpeligen Bogenstücke alsbald mit dem mittlerweile entstandenen Körperknorpel zu einem Ganzen verschmelzen.

Verschieden von der Entwickelung bei Hühnerembryonen, bei denen hyaliner Knorpel zuerst in den Bögen auftritt, entsteht dieser beim Rinde zunächst im Wirbelkörper, und zwar nicht allmählich, sondern das gesamte Körpergebiet verwandelt sich mit einem Schlage in Knorpel. Die Gestalt der Körperanlage ist anfangs bilateral — was bereits K. E. v. Bär (1828) und Rathke (1839) behaupteten — in dem Sinne, daß zwei zu beiden Seiten der Chorda gelegene, größere Knorpelherde durch eine dünne, die Chorda ventral umfassende Knorpelbrücke in Verbindung stehen.

Abweichend vom Huhn ist auch das Verhalten der hypochordalen Spange. Während diese bei ersterem, sobald der Bogenknorpel mit dem Wirbelkörper verschmilzt, zunächst vom Körperknorpel aufgenommen wird, so daß sie einen Vorsprung an ihm bildet und erst später als solcher reduziert wird, fließt sie beim Rind überhaupt nicht mit dem Körper zusammen, sondern bleibt, ohne zu verknorpeln, als Bindegewebswulst am ventralen Rande der intervertebralen Region liegen und schwindet dort allmählich völlig.

Man ersieht daraus, daß die unteren Bögen, als welche man die „hypochordalen Spangen" auch bei den Säugetieren aufzufassen haben wird, bei diesen in der Regel noch mehr rückgebildet sind als bei den Vögeln. (Weiss 1901 konnte an den Halswirbeln der Ratte selbst die bindegewebigen „Spangen" überhaupt nicht mehr auffinden.) Andererseits kommen aber in der Kaudalregion vieler Mammalien (z. B. Cetaceen, Sirenen, Känguruhs etc.) dennoch wohlentwickelte, intervertebrale untere Bögen vor, deren Ontogenese bis jetzt allerdings noch nicht untersucht ist, die aber die größte Aehnlichkeit mit den gleichen Bildungen niederer Amnioten aufweisen.

Nach Froriep hat sich namentlich O. Schultze (1896) mit der Entstehung der Säugetierwirbelsäule beschäftigt, und zwar mit Berücksichtigung des Ursegmentspaltes (= Intervertebralspalte v. Ebner's), die er, wie bereits früher v. Ebner, in den Sklerotomen vom Schwein (Fig. 321), Kaninchen etc. nachwies (Weiss 1901 fand sie auch bei der Ratte). Er zeigte, daß sich in der Rumpfregion der Wirbelbogen aus der kaudalen Hälfte des „primitiven Wirbels" (wie er mit Remak das Sklerotom nennt), die sich übrigens durch ihre dunklere Färbung und ihr festeres Gefüge vor der kranialen auszeichnet, ent-

wickele, und daß der bleibende Wirbelkörper sich zum größeren Teile aus dem Material des vorhergehenden, zum kleineren aus dem des nächstfolgenden „primitiven Wirbelkörpers“ aufbaue, daß also eine Neugliederung der Wirbelkörpersäule stattfinde.

Man ersieht hieraus die Aehnlichkeit mit den Entwickelungsvorgängen, die wir bei den Reptilien kennen lernten, und die Uebereinstimmung erscheint noch größer, wenn man dabei den Verlauf der Spinalnerven und segmentalen Gefäße mit in Betracht zieht, die in

Fig. 322.

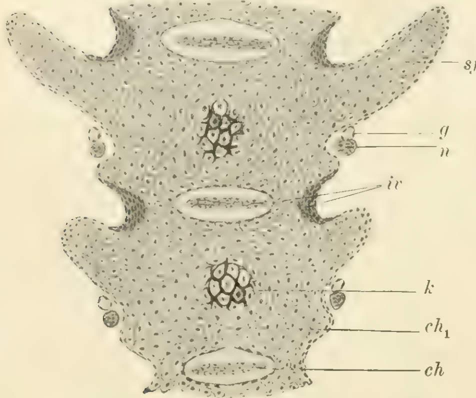


Fig. 323.

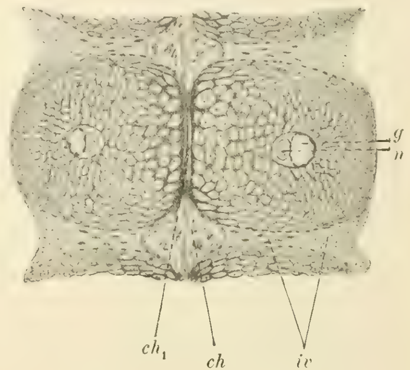


Fig. 322 u. 323. Zwei Frontalschnitte durch die Schwanzwirbelsäule zweier Säugetierembryonen; Fig. 322 von Dipus aegyptiacus, Fig. 323 von Delphinus delphis. Vergrößerung 28mal. Die Schnitte sind in der Höhe der Chorda geführt. Letztere ist im Wirbel selbst aber bereits völlig verschwunden, und nur eine gewisse Struktur des centralen Wirbelkörperknorpels zeigt dort ihre ehemalige Lage an (ch_1). In den intervertebralen Partieen ist sie gewuchert (*ch*). *g* und *n* segmentale Blutgefäße nnd Nerven. Sie liegen bei Dipus dem Wirbelkörper lateral an, während sie ihn bei Delphinus dorsoventral durchbohren. Jedenfalls wird durch sie bei beiden der Wirbelkörper in eine kraniale und eine kaudale Hälfte zerlegt, die sich bei Dipus auch durch eine äußerliche Furche voneinander abheben. Wahrscheinlich zeigen Gefäße und Nerven die Grenzen der ehemaligen Ursegmente an. *k* Verknöcherungspunkt im Centrum des Wirbelkörpers. *iv* intervertebrale Partieen, aus denen später in Verbindung mit der gewucherten Chorda die Zwischenwirbelscheiben entstehen. Es läßt sich eine äußere und innere Zone an ihnen unterscheiden, von denen bei Dipus die letztere in diesem Stadium noch knorpelig ist, so daß die einzelnen Wirbelkörper noch durch Knorpel miteinander zusammenhängen.

der Schwanzregion mancher Säuger (z. B. bei Dipus, Fig. 322) in einer Furche an der Mitte des Wirbels verlaufen oder ihn sogar (z. B. bei Cetaceen, Fig. 323) durchbohren. Aus der Analogie mit niederen Vertebraten kann man daraus wohl folgern, daß der vordere Teil des Wirbels sich aus dem kaudalen, der hintere aus dem kranialen Sklerotomabschnitt gebildet hätte.

O. SCHULTZE ist der Ansicht, daß sich die oberen (und auch die unteren) Wirbelbögen sowie auch die Auswüchse der letzteren, die Rippen, allein aus den kaudalen Sklerotomstücken entwickeln; es muß späteren Untersuchungen überlassen bleiben, ob diese Annahme bei den Säugetieren immer zutreffend ist, oder ob sich nicht vielmehr, was sehr wahrscheinlich ist, auch die kraniale Sklerotomhälfte namentlich in der Schwanzregion mehr oder weniger an dem Aufbau der Bögen beteiligt.

Wie die Sklerotome bereits von Anfang an sehr zellenreich sind, so ist auch die voluminöse Ausbildung des Knorpels eine sehr bedeutende, und die Säugetiere stehen hierin wohl an der Spitze aller Wirbeltiere. — Beim Menschen beginnt die Verknorpelung im Anfange des zweiten Monats, und zwar, wie überall bei den Säugetieren, soweit es bis jetzt beobachtet worden ist, im Wirbelkörper. Der Knorpel der Wirbelbögen wächst anfangs nur ziemlich langsam dorsalwärts aus, so daß ein großer Teil des Rückenmarkes zunächst von ihm noch nicht eingeschlossen ist, und nur von der Membrana reuniens superior bedeckt wird. Noch im dritten Monat klaffen die oberen knorpeligen Bögen in der Lumbal-, Sacral- und Halsregion ziemlich weit, aber im vierten hat sich die dorsale Vereinigung der rechten und linken Bogenhälfte völlig vollzogen. Dann ist der Knorpelwirbel vollkommen ausgebildet und besitzt alle Teile, die auch der knöcherne Wirbel, der sich auf seiner Grundlage allein aufbaut, später aufweist.

Bemerkenswert ist es, daß sich die Verknorpelung sogar, wenn allerdings auch nur schnell vorübergehend, auf die intervertebralen Partieen erstrecken kann (O. SCHULTZE), so daß dann die ganze Wirbelkörpersäule eine kurze Zeit hindurch aus einem einheitlichen Knorpelstab besteht (Fig. 322), aus dem sich die Zwischenwirbelscheiben sekundär wieder differenzieren müssen.

Bei der Verknöcherung des Säugetierwirbels sind die äußeren, periostalen Knochenscherben, mit denen die Wirbelossifikation bei den Reptilien wohl regelmäßig beginnt, und die, wenn auch nur als seltene Ausnahme hin und wieder selbst noch bei den Vögeln vorkommen können, völlig verschwunden. Die Verknöcherung beginnt im Innern des Knorpels unter gleichzeitigem Eindringen von Blutgefäßen vom Perichondrium aus, und zwar zunächst in den Basen der oberen Bögen gleichzeitig auf der rechten und linken Seite; zu jenen beiden Ossifikationscentren tritt etwas später noch ein drittes im Innern des Wirbelkörpers hinzu. Letzteres liegt anfangs an der dorsalen Seite der Chorda (ROBIN 1864), vergrößert sich später und umschließt die Chorda vollständig, die darauf in den Wirbeln selbst bald gänzlich verschwindet (Fig. 322, 323). Diese drei Ossifikationspunkte wuchern ziemlich rasch und gelangen bald an die Oberfläche des Knorpels — beim Menschen im vierten und fünften Monat. Der Wirbel besteht dann aus drei Knochenstücken, die durch Knorpelnähte an den Basen der Bogen und an der median-dorsalen Vereinigung der rechten und linken Bogenhälfte, längere oder kürzere Zeit noch voneinander getrennt bleiben.

Neben diesen Knochenpunkten, welche die Hauptmasse der Wirbel darstellen, kommen noch einige andere vor, von denen vornehmlich zwei, je einer an der kranialen und kaudalen Endfläche des Wirbelkörpers, bemerkenswert sind. Aus ihnen entstehen die sogenannten Epiphysenplatten, die in einzelnen Fällen, z. B. bei den Cetaceen, als gesonderte Knochenscheiben dauernd bestehen bleiben, in anderen jedoch früher oder später mit dem Körper völlig verschmelzen. Diese Epiphysenstücke sind charakteristisch für die Säugetiere; da ihnen bei den anderen Wirbeltieren nichts an die Seite gesetzt werden kann, so ist man über ihre phylogenetische Herkunft bis jetzt noch völlig im Unklaren.

Außerdem sind endlich noch einige Nebenknochenkerne an den Enden der Wirbelfortsätze zu erwähnen, auf deren Auftreten

beim Menschen namentlich Schwegel (1858) hingewiesen hat. Einer von ihnen tritt in der Spitze aller Dornfortsätze auf. Letztere entstehen nämlich so, daß die Knorpelmasse, welche sich zwischen der rechten und linken Bogenhälfte dorsal vom Rückenmark befindet, allmählich zu einem Dorn auswächst, in dessen Innerem dann später ein besonderer Knochenkern erscheint. (Hierin liegt ein Unterschied zwischen der Entwickelung der Dornfortsätze bei Reptilien. Bei Sphenodon z. B. [Schauinsland] wächst nämlich zwar auch die mediane Knorpelnaht zunächst zwischen den Bogen sekundär zu einem Kamm oder Dorn aus; dieser verknöchert aber nicht für sich allein, sondern es erstrecken sich die Knochenlamellen des rechten und linken Bogens auch auf ihn herauf, bleiben an der Spitze noch lange Zeit hindurch voneinander getrennt und verschmelzen erst im hohen Alter.)

Weitere Nebenknochenkerne finden sich dann noch an den Spitzen aller Querfortsätze, vereinzelt auch an den Gelenkfortsätzen u. s. w. Alle diese Kerne erscheinen beim Menschen im allgemeinen spät, nach Schwegel vom 8. bis 15. Jahre, und verschmelzen etwa erst um das 25. Jahr mit der Hauptmasse des Wirbels, der von da an einen einzigen kompakten Knochen darstellt.

Von anderen Einzelheiten, die die Wirbelsäule der Säugetiere betreffen, wären noch die Verwachsungen mehrerer Wirbel während der Ontogenese zu erwähnen. Derartige Verschmelzungen kommen in mehr oder weniger ausgedehnter Weise namentlich an der Halswirbelsäule der Cetaceen vor unter gleichzeitiger Verkürzung der einzelnen Wirbel. Auch bei Edentaten, bei Dipus u. s. w. finden sie sich.

Regelmäßig kommt es zur Wirbelverwachsung — mit Ausnahme der Cetaceen — aber in der Sacralregion. Unter den hier zu dem einheitlichen Os sacrum verschmelzenden Wirbeln hat man nach Gegenbaur wiederum zwischen echten und unechten Sacralwirbeln zu unterscheiden. Ebenso wie bei allen übrigen Vertebraten von den Amphibien an wird die Verbindung zwischen dem Ilium und der Wirbelsäule durch Rippen gebildet. Ursprünglich ist es jedoch nur ein einziger Wirbel, der eine solche Verbindung eingeht (Gegenbaur). Später folgt ihm darin noch ein zweiter, und diesem schließen sich in verschiedener Zahl noch weitere kaudale Wirbel an, die mit dem ersteren synostisieren und als pseudosacrale bezeichnet werden müssen. Diese Verhältnisse des näheren zu schildern, ist wohl aber bereits Aufgabe der vergleichenden Anatomie, der wir auch die Beschreibung und Erläuterung der Regionbildungen an der Wirbelsäule der Vertebraten überlassen müssen. Hingewiesen mag aber noch auf die interessanten Studien E. Rosenberg's (1875, 1883, 1896, 1897, 1899) werden, durch die er feststellen konnte (1875), daß am distalen Abschnitt der Brustregion und an allen folgenden Regionen der menschlichen Wirbelsäule ein proximalwärts fortschreitender Umformungsprozeß stattfinde. Im besonderen zeigte er, daß das Sacrum anfangs von einer mehr distalwärts reichenden Reihe von Wirbeln zusammengesetzt wird, als später im erwachsenen Zustand, und daß während der Entwickelung eine Verschiebung eintrete, insofern als Lumbal- in Sacralwirbel und Sacral- in Kaudalwirbel verwandelt werden. Es ergiebt sich daraus eine Art von flüssigem Zustand für die Wirbelsäulenregionen.

Derselbe Wirbel, welcher in dem einen Falle Thorakalwirbel ist, erscheint in einem anderen als lumbaler, um wieder im anderen Sacralwirbel zu sein, oder endlich einen Schwanzwirbel vorzustellen (Gegenbaur).

Später erweiterte Rosenberg seine Theorie noch dahin, daß am distalen Abschnitt der Halswirbelsäule sich ein distalwärts fortschreitender Umformungsprozeß vollziehe.

Gegen Rosenberg's Annahme wurden aber auch Einwendungen erhoben (so von Welker 1878, Holl 1882, Paterson 1893, Adolphi 1902, Bardeen 1904, etc.). Die neueste Arbeit von Adolphi (1905) nimmt einen vermittelnden Standpunkt ein. In ihr und in der von Bardeen findet sich die gesamte, diesen Gegenstand behandelnde Litteratur zusammengestellt.

Rippen. Wirkliche Beobachtungen über die Entwickelung der Amniotenrippen sind nicht gerade zahlreich: theoretische Erwägungen finden sich dagegen häufiger und sind zum Teil schon bei der Besprechung der Rippen der niederen Vertebraten erwähnt worden. So kann sich z. B. Claus (1876) nicht damit einverstanden erklären, daß, wie Gegenbaur will, die Rippen Abgliederungen der unteren Bögen seien, da von den Reptilien an die Rippen und unteren Bögen am Schwanze gleichzeitig vorkämen. Die Rippen gehören nach ihm vielmehr dem System der Querfortsätze an.

C. K. Hoffmann (1878, 1879) teilt diese Auffassung jedoch nicht, ebenso wie er die von Gegenbaur verwirft und auch der Meinung Goette's, daß sie seitliche Anhänge oberer Wirbelbögen wären, nicht zustimmt. Dagegen behauptet er, daß die Rippen „ursprüngliche intervertebrale, aus der die Chorda umgebenden skeletogenen Schicht hervorwachsende Stücke bilden, welche selbständig ossifizieren“. Baur (1887) suchte diese Anschauung zu unterstützen und in gewisser Weise auch Gadow (1896), wenn er seine Meinung dahin ausspricht, daß die Amniotenrippen laterale und die „Chevrons und Haemapophysen“ ventrale Auswüchse seiner „Basiventralien“, aus welchen die „Intercentra“ entstehen, seien.

Nach Bruch (1863, 1867), Kölliker (1879), Hasse und Born (1879), Rabl (1892), Eimer (1901) sind die Amniotenrippen selbständige Bildungen, die in den Bindegewebsscheidewänden zwischen den Muskeln entstehen und sich dann später an Querfortsätze oder auch unmittelbar an Wirbelkörper oder obere Bögen angliedern (Eimer).

O. Schultze (1897) endlich leitet ihre Entwickelung ebenso wie Gegenbaur aus den unteren Bögen her; sie sind Auswüchse der unteren Bögen „des primitiven Wirbels“ und wie diese segmentale Bildungen. Jede Rippe ist auf den kaudalen Teil eines Ursegments zurückzuführen.

Diese letztere Anschauung kommt unserer eigenen (Schauinsland) am nächsten. Schon oben ist sie erwähnt worden (p. 533). Danach sind die Rippen der Amnioten Abkömmlinge der unteren Bögen, wenn sie auch noch so weit dorsal verschoben scheinen. Nach den bei Anamniern gemachten Erfahrungen wissen wir, daß sich das System der unteren Bögen in eine ventrale und eine dorsale Partie teilen kann. Wir werden uns daher nicht wundern, wenn wir, wie z. B. in der Schwanzgegend, beiden gleichzeitig begegnen, den dorsal gelegenen, mit den Querfortsätzen zu Seitenfortsätzen verschmol-

zenen Rippen und den ventralen unteren Bögen (Chevron bones), und werden daher Claus u. A. nicht beistimmen, wenn sie darin einen Grund finden wollen, die Zugehörigkeit der Rippen zu den unteren Bögen in Abrede zu stellen.

Es ist allerdings sicher, daß die Zusammengehörigkeit der beiden Komponenten des Komplexes der unteren Bögen sich nur in wenigen Fällen — wie z. B. an den Halswirbeln der Krokodile — noch unmittelbar nachweisen läßt. Im Laufe der Phylogenese haben außerordentlich starke Verschiebungen stattgefunden, so daß es oft thatsächlich den Anschein hat, als besäßen die Rippen nähere Beziehungen zum System der oberen, als zu dem der unteren Bögen. Häufig stehen selbst ontogenetisch Rippe und oberer Bogen jederzeit in unmittelbarem, festem Zusammenhang. Die Zustände bei den Amphibien und die Wanderungen der Rippen bei diesen, wie Göppert sie aufgeklärt hat, lassen aber den Weg ahnen, den offenbar auch die Amniotenrippen genommen haben, wenn wir ihn im einzelnen bis jetzt auch durchaus noch nicht deutlich erkennen.

Wie die ventralen Teile der unteren Bögen (die hypochordalen Spangen, Gabelknochen, chevron bones) durch die starke Ausbildung der oberen Bogenbasen meist völlig vom Wirbelkörper verdrängt worden sind und eine intervertebrale Lage angenommen haben, so haben die genetisch zu ihnen gehörigen Rippen die Verschiebung nach dieser Richtung hin ebenfalls oft mitgemacht. —

In Hinsicht auf ihre Beziehungen zur Muskulatur wird man die Amniotenrippen auf diejenigen der Amphibien zurückzuführen haben (Hatschek u. A.) und sie im Gegensatz zu den unteren Fischrippen als obere bezeichnen müssen. —

Um einige bestimmte Beispiele der Rippenentwickelung zu geben, so vollzieht sich diese bei Sphenodon auf folgende Weise (Schauinsland 1900): In frühen Stadien, in denen noch keine Spur von Verknorpelung vorhanden ist, machen sich an den „Bogenanlagen“, welche den „primären Wirbelkörper“ umgeben, etwa in der Höhe der Chorda (wenigstens im mittleren Rumpfabschnitt, weiter kranialwärts rücken sie weit dorsal auf die Bögen herauf) laterale Fortsätze bemerkbar, in denen man die Anlagen der Querfortsätze und der Rippen zu erblicken hat. Vom ersten Augenblick ihres Erscheinens an stehen sie mit den Bogenanlagen in kontinuierlichem Zusammenhang; nichts deutet somit während der Ontogenese in direkter Weise auf ihren ehemaligen Zusammenhang mit den unteren Bögen noch hin. An dem Aufbau der Hals- und fast aller Rumpfrippen beteiligt sich ganz überwiegend, wenn nicht ausschließlich, nur der kaudale Sklerotomanteil (also der kraniale Wirbelabschnitt), von der 2. Sacralrippe an aber auch der kraniale. Die meisten Schwanzrippen setzen sich aus beiden Sklerotomstücken zusammen, was auch noch in späteren Stadien durch eine Furche angedeutet wird (Fig. 307). (Hin und wieder können die allerletzten Rippen sogar auch in Gestalt von zwei Rippenstümpfen, die an zwei Querfortsätzen sitzen, vorkommen; Fig. 307). Hiermit im Zusammenhang steht es, daß die Rippen der Hals- und Rumpfregion in kranio-kaudaler Richtung ganz schmal sind und fast genau senkrecht (dorsoventral zur Körperachse) stehen, in der Schwanzgegend jedoch kranial-kaudalwärts stark verbreitert und parallel zur Achse angeheftet sind. Bei den letzten Lumbal- und den beiden Sacralrippen beginnt diese Aenderung in der Stellung allmählich ein-

zutreten und hat sich bei der ersten Schwanzrippe bereits vollständig vollzogen (Fig. 307).

Auch nach der Verknorpelung ist zunächst der Zusammenhang zwischen Rippe und Wirbel ein vollständiger: eine Trennungslinie im Knorpel ist zwischen diesen beiden Elementen nicht vorhanden. Bald darauf tritt eine solche aber auf. Die Zellen verlieren an der Stelle des späteren Gelenkes ihren Charakter als Knorpelzellen und statt ihrer erscheinen Bindegewebsfasern; hierdurch ist dann die Rippenanlage in einen kurzen, mit dem Wirbelkörper untrennbar verbundenen Querfortsatz und die eigentliche Rippe zerlegt. Diese stellt im Rumpf anfangs einen einheitlichen und fast gleichmäßig dicken Knorpelstab dar, in dem später in ähnlicher Weise wie vorher bei der Scheidung vom Querfortsatz nochmals eine Trennung erfolgt, wodurch die Rippe in einen proximalen und einen kurzen distalen Abschnitt zerlegt wird, welch' letzterer anfangs nur wenig, später sehr stark kranialwärts umbiegt und die Leibeshöhle von unten umfaßt, ein Vorgang, der sich übrigens bei vielen anderen Reptilien in ganz ähnlicher Weise findet. Bei Sphenodon — bei Lacertiliern ist das meistens ebenso der Fall — verknöchert nur der obere proximale Teil der Rippe, indem er ringsum von einer Knochenrinde eingehüllt wird; der innere Knorpel wird durch eindringende Gefäße zum großen Teil später zerstört und in Markmassen aufgelöst. Eine entochondrotische Verknöcherung findet während des Embryonallebens nicht statt. Der untere Abschnitt des proximalen Rippenstückes sowie der gesamte distale, abgegliederte Teil verknöchert nicht, sondern hier verkalkt der Knorpel nur.

Bei den distalen Rippenstücken, die anfangs auch nur fast ganz gleichmäßig ausgebildete Knorpelstäbe darstellen, treten später bei Sphenodon an der kranialen, darauf auch an der kaudalen Seite flügelartige Verbreiterungen auf, so daß dann das Rippenende die Gestalt eines verschobenen Kreuzes besitzt. Nach dem Ausschlüpfen verbreitern sich die beiden Kreuzesarme noch mehr und wachsen jederseits zu einer ganz dünnen knorpeligen Schuppe aus; von diesen legt sich die vorhergehende immer über die nachfolgende herüber, und durch dieses Uebereinanderschieben wird ein vorzüglicher Schutz der Eingeweide geschaffen.

Die Länge der Querfortsätze der knöchernen Rippen ist bei Sphenodon immer sehr unbedeutend, so daß die Rippen dem Wirbel dicht aufsitzen, und zwar in der Hals- und Rumpfpartie, wie bereits angedeutet, quer zur Sutur zwischen Wirbelkörper und oberen Bögen. Das proximale Rippenende befindet sich demnach teils auf dem Wirbelkörper, teils auf dem Wirbelbogen, meistens zur Hälfte auf dem ersteren und zur anderen Hälfte auf dem letzteren, wenn auch in den verschiedenen Körperregionen hiervon Abweichungen vorkommen können. (An den ersten Halswirbeln können die Rippen sogar ganz auf den Bogen heraufrücken.) Der Rippenanfang gabelt sich dabei zwar nicht, aber man kann auf ihm, entsprechend der Bogenkörpernaht, eine Furche bemerken, die wahrscheinlich als erste Andeutung eines sich bildenden Capitulums und Tuberculums aufzufassen ist. Jedoch ist das nur eine Vermutung, wie überhaupt die Entstehung der Doppelköpfigkeit der Amniotenrippe zum größten Teil noch ein ungelöstes Problem darstellt. Da im Schwanze von Sphenodon die Rippen ebenfalls eine Furche aufweisen, die sie aber nicht wie vorne in eine dor-

sale und ventrale Partie scheidet, sondern vielmehr in eine kraniale und kaudale, entsprechend ihrer Zusammensetzung aus zwei Sklerotomhälften, so ist es nicht undenkbar, daß bisweilen die Zweiköpfigkeit einer Rippe auch aus dem letzteren Umstande abgeleitet werden kann. —

Eine ganz besondere Ausbildung erfahren die Rippen bei den Schildkröten, da sie hier in hervorragender Weise an der Entstehung des Rückenpanzers sich beteiligen. Es hat ziemlich lange gewährt, bis man über die sich dabei abspielenden Vorgänge Klarheit gewann. Anfangs hielt man überwiegend sowohl das Bauch- als auch das Rückenschild für Abkömmlinge des Hautskeletts. Man erkannte dabei allerdings, daß ein Teil der Platten des Rückenschildes, die Costal- und Spinalplatten, Beziehungen zum Achsenskelett aufweisen, nahm jedoch an, daß diese erst sekundärer Natur seien, daß die dermal entstandenen Platten erst später mit dem Stammskelett verwüchsen (Carus, J. Müller, Peters, Owen, Stannius, Cope, Baur, Dollo u. A.).

Nach C. K. Hoffmann (1879) hingen Rippen und Wirbel ursprünglich in knorpeliger Anlage ohne Trennungslinie zusammen, worauf sich die Rippe durch eine besondere Ossifikationslinie abgrenze. Der Rippenknorpel verkalke allmählich von innen nach außen, und um ihn bilde sich eine perichondrale Knochenkruste. (Haykraft, 1892, behauptet sogar, daß die Wirbel und Rippen der Schildkröten überhaupt kein Perichondrium oder Periost besäßen.) Rings um diese lagerten sich dann Hautknochen ab, während der verkalkte Rippenknorpel resorbiert würde. Nur das mediane, nicht vom dermalen Knochen eingeschlossene Rippenende erhielte sich. Danach wären also die Costalplatten (und auch die Spinalplatten) außerhalb des Periost rein kutan entstanden.

Andererseits (Rathke 1848, Huxley 1873, Gegenbaur 1898) leitete man die Platten zwar ontogenetisch vom Innenskelett her, führte sie schließlich trotzdem aber doch wieder auf das Hautskelett zurück in der Annahme, daß Teile von diesem während der Phylogenese mit dem Achsenskelett, speciell den Rippen, sich verbunden hätten und in ihnen aufgegangen wären.

Dem allem gegenüber wies Goette (1899) überzeugend nach (bei Chelone, Podocnemis etc.), daß die ganze knöcherne Rippenplatte des Rückenschildes nichts weiter als ein stark verdickter Periostknochen der knorpeligen Rippe nebst einer Verbreiterung und Fortsetzung derselben in einer rückgebildeten Muskelschicht ist. (Die Spinalplatten sind gleichfalls subkutane, teils periostale, teils ligamentöse Verknöcherungen, während andererseits die Nacken-, Rand-, Pygalplatten und das Bauchschild zweifellos in der ursprünglichen Cutis entstehen.) Die Wirbel und Rippen der Chelone und wohl aller Seeschildkröten enthalten keine Spur von Hautknochen, eine Ansicht, die auch Eimer (1901) teilt. —

Beim Hühnchen findet Froriep (1883) am Ende des 6. Brüttages die „hypochordale Spange“ lateralwärts fortgesetzt in eine Platte aus nicht knorpeligem, sehr dichtem Bindegewebe, welches die Rippenanlage repräsentiert. (Hiernach wird also thatsächlich durch die Beobachtung der von uns angenommene ursprüngliche Zusammenhang zwischen unteren Bögen und Rippen nachgewiesen!) Dorsalwärts geht die „Spange“ in den Neuralbogen über; zwischen diesem und der Rippenanlage liegt ein longitudinaler Gefäßstamm, die Ar-

teria vertebralis, die ursprünglich sich als eine Längsanastomose zwischen den regelmäßig metameren „Interprotovertebralarterien“ gebildet hat.

In der bindegewebigen Rippenanlage erscheint dann später — etwa im Laufe des 8. Tages — ein kurzes Knorpelstück, welches mit der Bogenbasis und dem Körper an der Stelle in Zusammenhang tritt, an welcher das laterale Ende der nun geschwundenen hypochordalen Spange gelegen haben würde (vergl. auch Fig. 319). Ob dieser Rippenknorpel selbständig entstanden oder aus der Bogenbasis hervorgewachsen sei, konnte Froriep nicht entscheiden, jedenfalls war aber am Ende des 8. Tages das betreffende Knorpelstück mit dem Wirbel verschmolzen und erschien als dessen „Rippenfortsatz“.

Später gliedern sich auch bei den Vögeln die Rippen, wenigstens die, welche mit dem Sternum in Verbindung stehen, nochmals und zerfallen dann in ein vertebrales und ein sternales Stück, welch' letzteres selbständig ossifiziert. —

Für die Säugetiere (1897), insbesondere den Menschen, gibt O. Schultze, wie bereits früher bemerkt, an, daß die Rippen laterale und ventrale Auswüchse der unteren Bögen und auf den kaudalen Teil der Ursegmente zurückzuführen sind. Nach ihm findet die Verknorpelung in dorsoventraler Richtung statt, und die knorpelige Rippe bildet eine Zeit lang ein Knorpelstück mit dem knorpeligen Wirbel, in dem das Gelenk erst später auftritt. (Nach W. Hagen, 1900 erhalten jedoch die Rippen ihr eigenes, wohl charakterisiertes Knorpelzentrum, während die Gelenke zwischen dem Wirbel von vornherein bindegewebig sind und es auch bleiben.)

Die Rippen verknöchern beim Menschen früh, schon am Ende des zweiten Monats, jede mit einem dorsalen Knochenkern, der sich rasch nach beiden Seiten ausbreitet. Das distale Ende der Rippe bleibt jedoch knorpelig. In späterer Zeit (vom 8. bis 14. Jahr nach Schwegel) erscheinen in den Knorpeln des Capitulums und Tuberculums besondere Knochenkerne, die zwischen dem 14. und 25. Jahr mit dem übrigen Rippenknorpel verschmelzen. —

Ursprünglich hatten offenbar alle Wirbel die Fähigkeit, Rippen zu erzeugen. Durch physiologische Einflüsse bedingt, sind darin aber Aenderungen eingetreten, und die Ausbildung der Rippen wurde an vielen Stellen gehindert. Teils sind sie gänzlich ausgefallen, teils sind sie schon frühzeitig mit anderen Wirbelteilen verschmolzen, so daß man sie ohne Kenntnis der Entwickelungsgeschichte nicht mehr nachweisen könnte. So verwachsen z. B. die Halsrippen frühe und vollständig mit dem Wirbel und in der Lumbal-, Sacral- und Kaudalregion enthalten wohl bei allen Amnioten die „Querfortsätze“ Rippen, die mehr oder weniger früh mit ihnen verwachsen sind. Man sollte sie daher dort auch lieber statt „Querfortsätze“ Seitenfortsätze nennen (O. Hertwig).

Es wird nicht wunder nehmen, daß an solchen Stellen, wo Rippen unterdrückt sind, sie bisweilen ausnahmsweise auch wieder auftreten können. Die Literatur, in der uns beim Menschen freie Hals- und Lendenrippen mitgeteilt werden, ist nicht unbeträchtlich. Bei fast allen Haussäugetieren sind solche Fälle ebenfalls nachgewiesen worden (Cornevin et Lesbre 1897). Neuerdings beschrieb Pfützenreuter (1904) das Vorkommen von Rippen in der Lendengegend beim Kameel und wies nach, daß in den Querfortsätzen der Lendenwirbel dieses

Tieres nicht nur Rippenrudimente enthalten sind, sondern daß der „Querfortsatz" zum überwiegenden Teil einer Rippe entspricht. —

Einen Versuch, der Lösung des Problems, auf welche Weise die Verschiebung der Amniotenrippe stattgefunden hat, näher zu kommen, wurde von SCHÖNE (1902) unternommen, indem er dabei von den Untersuchungen GÖPPERT's über die Amphibienrippen ausging und namentlich die Verhältnisse der Arteria vertebralis zu Rate zog. Dieses Gefäß, welches aus einer Längsverbindung der ursprünglichen, zwischen den Ursegmenten verlaufenden Arterien hervorgeht (FRORIEP), liegt bei den Amnioten bald ventral, bald dorsal von der Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule. Es fragt sich nun, ob in den Fällen, in denen sich die Arteria vertebralis dorsal von der Capitulumverbindung der Rippe findet (Schildkröten, Vögel, Säugetiere, Halsrippen der Krokodile) hierin die alte (bei Menobranchus beobachtete Lage) bewahrt ist, und ob andererseits bei einer dorsal von der Arterie sich vollziehenden Rippenverbindung (hintere Rippen der Krokodile, Saurier, Schlangen) sich diese ebenso wie bei höheren Urodelen vermittelst einer Rippenträgerbildung herausgebildet hat. Wäre letzteres nicht der Fall, so könnte es sich nur um eine einfache Verschiebung der Basalstumpfverbindung, wie bei Gymnophionen handeln, allerdings unter Umbildung der Arteria.

Im Laufe seiner Untersuchungen kommt SCHÖNE zu dem Schluß, daß sehr wahrscheinlich bei den Schildkröten, Krokodilen (Halsrippen), Vögeln und Säugetieren die Capitulumverbindung der Rippe thatsächlich identisch ist mit der primitiven Basalstumpfverbindung der niederen Urodelen.

Bei den hinteren Rippen der Krokodile dagegen muß seiner Meinung nach das Capitulum ähnlich wie bei den Gymnophionen und Anuren einfach auf den Neuralbogen heraufgeglitten sein, wobei die A. vertebralis aber nicht, wie bei den genannten Formen, mit verlagert wurde, sondern sich durch Ausbildung bestehender kollateraler Zweige in ihrer alten Bahn erhielt. Er fand nämlich keine Spur einer Rippenträgerverbindung, mit deren Hilfe das Capitulum über die Arteria hätte hinüberwandern können.

Ebenso gelang es ihm nicht, Rippenträgerbildungen bei Sauriern und Schlangen nachzuweisen, und er hält es demnach für wahrscheinlich, daß bei ihnen ebenso wie bei Anuren und Gymnophionen die Rippe ohne Rippenträger einfach dorsal verschoben ist. Ob an dieser Wanderung sich auch der Basalstumpf beteiligt hat, ist unentschieden, jedenfalls hat er bei den Sauriern und bei den Reptilien überhaupt seine Selbständigkeit gegenüber dem Wirbelkörper und den oberen Bögen verloren. —

Endlich sind noch die Proc. uncinati zu erwähnen, jene kurzen, kaudal-dorsalwärts gerichteten, hakenförmigen Fortsätze der Rippen, die sich bei einigen Reptilien, Sphenodon und Krokodile, sowie bei den Vögeln vorfinden.

Bei Sphenodon, wo sie vom 8. bis zum letzten Rumpfwirbel vorhanden sind (SCHAUINSLAND 1900) werden sie knorpelig angelegt. Ihr Knorpel erscheint beträchtlich später wie der Knorpel der Rippen, von dem er sich auch durch kleinere Kapseln und kleinere Kerne dauernd unterscheidet. Der Fortsatz bleibt während des ganzen Lebens von der Rippe isoliert und verwächst nie mit ihr; ebenso verknöchert er niemals, sondern verkalkt nur.

GEGENBAUR's Ansicht, daß die Process. uncinati sich aus den hakenförmigen Fortsätzen, die am distalen Ende der 5. 6. und 7. Halswirbelrippe vorkommen, entwickelt hätten, ist nicht sehr wahrscheinlich. Die Aehnlichkeit dieser beiden Gebilde ist wohl nur eine äußere; die hakenförmigen, niemals abgegliederten, seitlichen Fortsätze der Rippen der Halswirbel entsprechen wahrscheinlich eher den distalen Enden der Rumpfwirbel und nicht den an den mittleren Rippenteilen von Anfang an distinkt auftretenden Process. uncinati.

Ueber die hakenförmigen Fortsätze bei Krokodilen macht RATHKE (1866) nähere Angaben. Sie entstehen auch hier auf knorpeliger Grundlage, und zwar in einer Sehnenplatte; eine Verknöcherung tritt bei ihnen ebenfalls nicht ein, wie sie wahrscheinlich auch niemals mit den Rippen verschmelzen.

Bei den Vögeln verhalten sich die Process. uncinati etwas anders. Auch hier werden sie innerhalb einer Sehne (BEHRENS 1880) knorpelig angelegt und zwar recht spät (beim Hühnchen treten sie erst etwa am 12. Tage auf). Später jedoch ossifizieren sie von einem besonderen Centrum aus (RATHKE 1866) und verwachsen mit den Rippen meistens vollständig. Hin und wieder kann bei einzelnen Rippen diese Verschmelzung unterbleiben und tritt bei Apteryx überhaupt nicht ein. Bei Eudyptes chrysocome (MÄNNICH 1902) und vielleicht bei allen Pinguinen bleiben die Fortsätze lebenslänglich knorpelig und haben sich somit Reptiliencharakter bewahrt.

Sternum. Während bei den Amphibien noch die Streitfrage aufgeworfen werden konnte, ob bei ihnen die sternalen Knorpel wirklich als costales Sternum aufzufassen seien oder nicht, treten uns bei allen Amnioten Sternalbildungen entgegen, die nicht nur mit Rippen im Zusammenhang stehen, sondern auch als ihr Produkt zu betrachten sind. Sie dienen als Träger des primären Schultergürtels, und GEGENBAUR sieht hierin das genetische Moment für ihre Entstehung. Die unmittelbare Berührung des nach hinten gewanderten Schultergürtels mit einer Sternalrippe stellte diese vor die neue Aufgabe, ihm als Stützapparat zu dienen, der sie in um so höherem Grade nachkommen konnte, wenn sie mit einer Anzahl ihr folgender Rippen in Verband trat. Eine solche Verschmelzung wird auch durch die Ausdehnung des Episternums nach hinten hin und seine Verbindung mit den ventralen Rippenenden begünstigt worden sein (FÜRBRINGER).

Wir haben hier nur das aus den Rippen hervorgegangene Brustbein (costale oder primäre Sternum) zu berücksichtigen, während die ursprünglich nicht dazu gehörigen Teile, der sekundäre Brustschulterapparat, namentlich auch soweit sie dermaler Natur sind (Episternum etc.), von H. BRAUS (Entw. der Form der Extremitäten etc.) in diesem Handbuch besprochen werden.

RATHKE war es, der zuerst beim Hühnchen und bei Säugetieren (1838) nachwies, daß das Brustbein anfänglich aus zwei völlig voneinander getrennten Seitenhälften bestehe. Am 8. Bruttage beginnen diese sich beim Hühnchen vorne zu berühren, während sie hinten noch weit auseinander klaffen, am 10. aber sind sie bereits in ihrer ganzen Länge miteinander verwachsen.

Später (1853, 1866) dehnte er seine Untersuchungen auch auf die Reptilien, Saurier und Krokodile aus und konnte auch bei diesen seine früher gewonnenen Anschauungen bestätigen. Aus diesen vorzüglichen Arbeiten RATHKE's ließ es sich aber noch nicht mit völliger

Sicherheit entnehmen, daß die beiden Brustbeinhälften auch wirklich Produkte der Rippen seien, was von Bruch (1852) sogar direkt in Abrede gestellt wurde, indem er sich zu Gunsten einer selbständig stattfindenden Genese des Sternums bei Vögeln und Säugetieren aussprach und letzteres damit als einen durchaus neuen Skeletteil hinstellte, der erst sekundär mit den Rippen in Verbindung trete. Von späteren Forschern (Parker 1868, Goette 1875, 1877, K. Hoffmann 1879, Kölliker 1879 u. A.) konnte es aber nachgewiesen werden, daß die Brustbeinhälften in ihrer ersten Anlage durch Anschwellen und späteres Verwachsen der medialen Rippenenden zu stande kommen.

Um auf die verschiedenen Amniotenabteilungen noch etwas näher einzugehen (man vergleiche die Abbildungen Fig. 229, 230, 234 von Cnemidophorus — Goette — und Sphenodon — Schauinsland), so findet sich bei jungen Sphenodonembryonen jede der beiden Sternalhälften in Gestalt einer ungefähr dreieckigen, bindegewebigen Platte. Sie stehen weit voneinander entfernt, doch ist kranialwärts der Zwischenraum zwischen ihnen bedeutend geringer wie weiter kaudal, ein Verhalten, das übrigens schon allein durch die aufgerollte Lage des Embryos sowie durch den noch sehr weiten Dottersacknabel bedingt wird.

Jede der beiden Platten hängt mit dem distalen Ende der Rippen des 9. und 10. Wirbels zusammen, während die Rippe des 8. ganz in ihrer Nähe endet. Bald vereinigt sich mit ihr auch noch die Rippe des 11. Wirbels, und diese drei Rippen, aus denen man sich das Sternum überhaupt erst entstanden zu denken haben wird, bleiben fortan in dauernder Verbindung mit ihm. Im Alter vereinigt sich auch noch eine 4. Rippe mit den kaudalen Brustbeinenden, aber nicht mehr knorpelig, sondern nur durch ein sehnenartiges Band.

Die Verknorpelung des Brustbeines erfolgt verhältnismäßig spät, und auch in diesem Zustand ist seine Verbindung mit den obigen Rippen eine durchaus kontinuierliche; später gliedern sich diese aber wieder etwas von ihm ab.

Eine richtige Verknöcherung tritt im Sternum der Reptilien niemals auf; Kalksalze dagegen können sich in seinem Knorpel ablagern.

Die Kontinuität der Rippen mit der im Entstehen begriffenen Brustbeinplatte, das allmählich zunehmende Wachstum der letzteren in dem Maße, als sich ihr neue Rippen anschließen, und endlich der Umstand, daß die unveränderten Rippenteile sich erst spät vom Sternum abgliedern und dadurch diesem erst seine Selbständigkeit verleihen, sind nach Goette (1877) — bei Cnemidophorus — hinlängliche Zeugnisse dafür, daß das Brustbein nicht aus selbständiger Anlage, sondern aus der Verschmelzung mehrerer Rippenenden hervorgeht.

Bei Anguis, dessen Brustbeinhälften nach Rathke sich frei von den Rippen völlig selbständig entwickeln sollten, gelang es Goette ebenfalls, ein Stadium zu beobachten, in dem ein Zusammenhang des Sternums mit den Rippen, wenn auch nur mit einem Paar, noch vorhanden war, das sich später allerdings wieder völlig löste.

Erwähnt möge auch das interessante Vorkommen werden, das Rathke bei Acanthias meleagris fand. Bei diesem Tier besteht nämlich das Brustbein während des ganzen Lebens aus zwei Seitenhälften, die zwar sehr nahe liegen, aber nie miteinander verschmelzen, somit auf einem frühembryonalen Stadium verharren.

Das Reptiliensternum zeigt im ausgebildeten Zustand entweder die Gestalt einer einfachen rhombischen Knorpelplatte, z. B. bei Sphenodon (das Prosternum PARKER's), oder es läuft hinten in einen paarigen Fortsatz aus (Xiphisternum), der nach RATHKE die unverschmolzen gebliebenen Enden der beiden Brustbeinhälften darstellt. Diese Fortsätze können dann wiederum miteinander verschmolzen sein zu einem Stück (Metasternum PARKER's), das entweder noch deutlich seine Entstehung aus Rippen aufweist oder auch als sekundäre Angliederung an das Prosternum erscheint. Andere Sternalformen endlich lassen auch bereits Zeichen von Rückbildungen erkennen, indem eine Verminderung der ursprünglich sie produzierenden Rippen und eine allmähliche Loslösung von ihnen eingetreten ist. —

Bei den Vögeln weist die Entwickelung des Sternums keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber den Reptilien auf (RATHKE); an seine Leistungsfähigkeit werden durch die Flugbewegung aber größere Anforderungen gestellt. Es bleibt daher nicht knorpelig, sondern verknöchert, und nach dem Verschmelzen der beiden Hälften erhält es bei den Carinaten eine mediane Crista zur besseren Anheftung der Flugmuskeln. Distal fehlen derartige Anhänge, wie das Xiphisternum oder Metasternum, doch kann es an seinem hinteren Ende sekundär oft gelappt und tief eingeschnitten erscheinen, wodurch sich mehr oder weniger lange Proc. abdominales bilden.

Die Verknöcherung beginnt von je einem Centrum in jeder Seitenhälfte, und von hier aus wird allmählich auch die Crista von der Ossifikation ergriffen, die manchmal aber auch selbständig ossifiziert. In den Fällen, in welchen sich stark entwickelte Abdominalfortsätze finden, können diese eigene Knochenkerne erhalten, was sogar hin und wieder auch an den vorderen Seitenfortsätzen der Fall sein kann.

Nach den Schilderungen von RATHKE, GOETTE, HOFFMANN und namentlich RUGE (beim Menschen) verläuft die Entwickelung des Sternums auch bei Säugetieren nach dem allgemein üblichen Typus. Meistens geht bei ihnen eine größere Zahl Rippen, als es bei den anderen Amnioten üblich ist, in ihre Bildung ein. Am distalen Ende vereinigen sie sich je zu einer knorpeligen Längsleiste (Seitenhälfte des Brustbeines, RATHKE, oder Sternalleiste, RUGE), die dann wiederum, kranialwärts beginnend, miteinander verschmelzen. Beim Menschen beteiligen sich die 1. bis 7. Rippe am Aufbau des Brustbeines. (MINOT hält es sogar für wahrscheinlich, daß sich die Vereinigung zu den Sternalleisten ursprünglich über sämtliche Rippen erstreckt, daß das Verbindungsstück zwischen der 7. und 12. aber fibrillär wird und sich zu den Ligamenta intercostalia anteriora ausbildet, die demnach eine Verlängerung des Brustbeines darstellen würden.)

Das knorpelige Brustbein zeigt später einige quere Trennungslinien (HOFFMANN, RUGE), durch die es in mehrere Stücke zerlegt wird, welche von diesen Autoren als Beweis für eine Zusammensetzung des Organs aus hintereinander liegenden Metameren angesehen werden.

Der Proc. xyphoideus oder ensiformis entsteht auch aus zwei Hälften.

Die Bildungsweise des vordersten Brustbeinendes, des Manubrium, besonders bezüglich der Frage, in wie weit sich etwa Elemente des Schultergürtels oder dermale Skeletteile an seinem Aufbau beteiligen, ist leider noch durchaus nicht geklärt. Man vergleiche dazu

die vorangehende Abhandlung von Braus in diesem Handbuch und namentlich auch die Arbeit von Eggeling (1904), in der er zu folgendem Schluß kommt:

„Der Hauptteil des Brustbeinhandgriffes der Säugetiere wird geliefert von der medianen Vereinigung des 1., 2. und eventuell 3. Rippenpaares. Von diesem Skelettstück erstreckt sich in kranialer Richtung ein Fortsatz von wechselnder Länge. Dieser ist hauptsächlich zurückzuführen auf Reste zu Grunde gegangener Halsrippen. Jener Fortsatz verbindet sich innig mit einer Gruppe von Skelettteilen, die aus der Clavicularanlage hervorgehen und deren eventuelle Ossifikation von dem dermalen Episternum niederer Formen herzuleiten ist.“

Die Verknöcherung beginnt bei den Säugetieren im allgemeinen spät; häufig lassen die auftretenden Knochenkerne noch die Entstehung des Brustbeines aus einer paarigen Anlage und eine metamere Gliederung desselben erkennen. Oft aber verwischt sich letztere, wie z. B. bei den Anthropoiden, durch Verschmelzung der einzelnen Glieder wieder.

Beim Menschen tritt die Ossifikation auch ziemlich spät (im 6. Monat) ein; sie beginnt mit einem Knochenkern im Manubrium, an den sich später noch eine ganze Zahl mehr oder weniger paarig oder metamer angeordnete Kerne im übrigen Teil des Brustbeines anschließen. Neben Anderen vertritt Markowski im Gegensatz zu abweichenden Anschauungen — z. B. von Paterson, der den Knochenkernen des Brustbeines jede morphologische Bedeutung abspricht — energisch die Meinung, daß auch das knöcherne Brustbein aus einer Anzahl von intercostalen Segmenten zusammengesetzt ist, welche der Zahl der an dasselbe sich inserierenden Rippenpaare entspricht. Später bei älteren Embryonen und im Kindesalter, nachdem auch im Processus ensiformis ein Kern aufgetreten ist, verschmelzen die einzelnen Knochenpunkte miteinander, und das Brustbein besteht dann aus 3 bis 4 größeren Knochenstücken. —

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß die Bauchrippen oder das Parasternum in ihrer Genese zu dem Achsenskelett in keiner Beziehung stehen. Von recenten Tieren kommen diese Bildungen nur Sphenodon und den Krokodilen zu. Ihre Entwickelung bei ersterem beschrieb Schauinsland (1900); sie erfolgt ohne knorpelige Grundlage. Bei den Krokodilen (Völtzkow 1901) verläuft sie fast genau ebenso wie bei Sphenodon.

Das Parasternum ist phylogenetisch offenbar von dermalen Bildungen herzuleiten und entspricht wohl dem „Bauchpanzer“ der Stegocephalen (Gegenbaur 1898, Fürbringer 1900, Völtzkow und Döderlein 1901).

Litteratur.

Adolphi, H. *Ueber Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. I. Bufo variabilis. Morph. Jahrb. Bd. XIX.* **1893.** — *II. Pelobates fuscus und Rana esculenta. Ebenda. Bd. XXII.* **1895.** — *III. Bufo cinereus Schneid. Ebenda. Bd. XXV.* **1896.**

— *Ueber das Wandern der Extremitätenplexus und des Sacrum bei Triton taeniatus. Ebenda. Bd. XXV.* **1897.**

— *Ueber ein Hundeskelett mit sog. „Halsrippen“ bei nur 26 Präsacralwirbeln. Ebenda. Bd. XXX.* **1902.**

— *Ueber die Variationen des Brustkorbes und der Wirbelsäule des Menschen. Ebenda. Bd. XXXIII.* **1905.**

Aeby, Chr. *Seltene Rippenanomalie des Menschen. Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv f. Anat., Phys. etc.* ***1868.***
— *Die Altersverschiedenheiten der menschlichen Wirbelsäule. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1879.***
Albrecht, P. *Ueber einen Processus odontoideus des Atlas bei den urodelen Amphibien. Centralbl. d. med. Wiss.* ***1878.***
— *Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbeltiere gelegenen Wirbel und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. Zool. Anz. Bd. III.* ***1880.***
— *Note sur un sixième costoïde cervical chez un jeune Hippopotamus amphibius. Bull. M. R. Bruxelles. T. I.* ***1882.***
— *Note sur la présence d'un rudiment de proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata. Bull. d. Musée Royal d'hist. nat. de Belgique. T. II.* ***1883.***
— *Notes sur une hemivertèbre gauche surnuméraire de Python Sebae Dum. Ibid. T. II. Mars* ***1883.***
— *Ueber die Wirbelkörperepiphysen und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus, Atlas und Occipitale der Säugetiere. Abdruck a. d. Compt. rendus d. 8. Sitzung d. internat. med. Kongr. Kopenhagen.* ***1884.***
Albrecht, A. *Zur Entwickelung des Achsenskelettes der Teleostier. Diss. Straßburg* ***1902.***
Alessi, C. *Sviluppo della colonna vertebrale nei Clupeidi. Tesi di laurea discussa nel luglio* ***1897.*** *Presso la R. Univ. di Catania.* ***1898.***
Allen. *On the varieties of the atlas in the human subject. Journ. Anat. and Phys. Vol. XIV.* ***1879.***
Anderson. *Eight true ribs in Man. Anat. Anz.* ***1889.***
Anthony, R. *Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des mammifères. Paris* ***1898.***
Aron, E. *Zur Kasuistik der Halsrippen. Berlin. klin. Wochenschr. Jhrg. 29.* ***1892.***
Bade, P. *Die Entwickelung des menschlichen Skelettes bis zur Geburt. Archiv mikr. Anat. Bd. LV.* ***1899.***
v. Baer. *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Tiere. Königsberg* ***1828—1837.***
Baldus, R. *Die Intervertebralspalten v. Ebner's und die Querteilung der Schwanzwirbel bei Hemidactylus mabuia Mor. Inaug.-Diss. Leipzig* ***1901.***
Balfour, F. M. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London* ***1878.***
— *and* **Parker, W. N.** *On the structure and development of Lepidosteus. Phil. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. CLXXIII. P. II. London* ***1882.***
Bardeen. *Costo-vertebral-variation in Man. Anat. Anz. Bd. XVIII.* ***1900.***
— *Numerical vertebral variation in the human adult and embryo. Anat. Anz.* ***1904.***
Bardeleben, K. v. *Beiträge zur Anatomie der Wirbelsäule. Jena* ***1874.***
— *Ueber das Episternum des Menschen. Jen. Sitzungsber.* ***1879.***
— *Artikel „Wirbelsäule" in Eulenburg's Realencyclopädie.* ***1890.***
— *Ueber Verbindungen zwischen dem 5. und 6., sowie zwischen dem 6. und 7. Rippenknorpel. Anat. Anz. Bd. XV.* ***1898.***
Barfurth, D. *Zur Entwickelung und Regeneration der Chorda dorsalis bei den urodelen Amphibien. Anat. Anz. Bd. VI.* ***1891.***
Baur, G. *Ueber die Morphogonie der Wirbelsäule der Amnioten. Biol. Centralbl. Bd. VI.* ***1886.***
— *Osteologische Notizen über Reptilien. Die Wirbelsäule von Sphenodon punctatum. Zool. Anz.* ***1886.***
— *The ribs of Sphenodon (Hatteria). Amer. Nat. Vol. XX.* ***1886.***
— *The proatlas, atlas and axis of the Crocodilia. Ibid. Vol. XX.* ***1886.***
— *On the morphology of ribs. Ibid. Vol. XXI.* ***1887.***
— *On the morphology of ribs and the fate of the actinosts of the median fins in Fishes. Journ. of Morph. Vol. III.* ***1889.***
— *On intercalation of vertebrae. Ibid. Vol. IV.* ***1891.***
— *On some peculiarities in the structure of the cervical vertebrae in the existing Monotremata. Amer. Nat. Vol. XXVI.* ***1892.***
— *Ueber Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenclatur. Anat. Anz. Bd. IX.* ***1894.***
— *Ueber den Proatlas einer Schildkröte. Ebenda. Bd. X.* ***1895.***
— *The Stegocephali Ibid. Bd. XI.* ***1896.***
Beddard, Frank E. *Note upon Intercentra in the vertebral column of Birds. Proc. Zool. Soc. London* ***1897.***
Behrens, W. *Untersuchungen über den Processus uncinatus der Vögel und Krokodile. Diss. Göttingen* ***1880.***
Beneden, P. J. van. *La première côte des Cetacés. Bull. de l'Acad. Royal de sc. de Belgique. T. XXVI. 2. Sér.* ***1868.***
Bergfeldt, A. *Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. VII.* ***1896.***

Bergmann, C. *Einige Beobachtungen und Reflexionen über die Skelettsysteme der Wirbeltiere, deren Begrenzung und Plan. Göttinger Studien.* **1845.**
Bernhardt, M. *Ueber das Vorkommen und die klinische Bedeutung der Halsrippen beim Menschen. Berlin. klin Wochenschr. Jahrg. 32.* **1894.**
Beswick-Perrin, J. *Additional true rib in Man. Nature.* **1871.**
Bianchi, S. *Sull' interpretazione morfologica della prima vertebra coccigea nell' uomo. Atti della R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Sér. 4. Vol. VII. Fasc. 1—2. Siena* **1895.**
Black, J. *Report of a case of cervical ribs. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXIII. P. 1.* **1898.**
Blanchard. *Recherches sur les caractères ostéologiques des oiseaux. Annal. sc. nat. T. XI. Ser. IV.* **1859.**
— *La septième côte cervicale de l'homme. Revue scientifique. T. I.* **1885.**
Blessig, E. *Eine morphologische Untersuchung über die Halswirbelsäule der Lacerta vivipara Jacq. Inaug.-Diss. Dorpat* **1885.**
Bonlenger, A. *On the nature of „haemapophyses" in reply to some criticisms of M. Dollo. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. XII.* **1893.**
Bonnarme. *Contribution à l'étude de la sepième côte cervicale; diagnostic, clinique et radiographique. Thèse. Paris* **1898.**
Bonnet, R. *Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften. Verh. Anat. Ges.* **1888.**
Braun, M. *Entwickelung des Wellensittichs. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzb. Bd. V.* **1881.**
— *Entwickelungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugetieren. Archiv Anat. Phys.* **1882.**
— *Ueber den Schwanz bei Säugetierembryonen. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermed. u. vergl. Path. Bd. IX.* **1883.**
Bridge, F. W. *On the osteology of Polyodon folium. Philosoph. Transact. Royal Soc. London. Vol. CLXIX.* **1879.**
— *On the presence of ribs in Polyodon (Spatularia) folium. Proc. Zool. Soc. London.* **1897.**
Broca, P. *Études sur la constitution des vertèbres caudales chez les primates sans queue. Revue d'anthropologie. T. I.* **1872.**
Brodier, H. *Septième côte cervicale supernuméraire. Bull. de la Soc. anat. de Paris.* **1892.**
Bruch, K. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschr. d. Allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwissensch.* **1852.**
— *Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule von Pelobates fuscus. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. II.* **1861.**
— *Vergleichend-osteologische Mittheilungen. III. Ueber eigentümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 2.* **1862.**
— *Untersuchungen über die Entwickelung der Gewebe. 2. Lief. Frankfurt* **1863** *u.* **1867.**
Brühl, C. *Das Skelett der Crocodilinen. Zootomie aller Tierklassen. Wien* **1862.**
Bujor, P. *Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branchialis et Petromyzon Planeri. Revue biol. du Nord de la France. T. III.* **1891.**
Burckhardt, R. *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Laemargiden. Anat. Anz. Bd. XVIII.* **1900.**
Carius, F. *Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. Diss. Marburg* **1888.**
Cartier. *Beiträge zur Entwickelung der Wirbelsäule. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl.* **1875.**
— *The fate of the notochord and development of the intervertebral disc in the sheep, with observations on the structure of the adult disc in the animals. Journ. Anat. Phys. Vol. XXIV.* **1890.**
Carus, C. G. *Von den Ur-Teilen des Knochen- und Schalengerüstes.* **1828.**
Chassaignac. *Côtes cervicales. Bull. de la Soc. anatom.* **1837.**
Clark, H. E. *Notes on a case of cervical ribs. Glasgow med. Journ. Vol. VIII. 3.* **1874.**
Claus, C. *Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitzungsber. d K. Akad. d. Wiss. zu Wien. I. Abt. Jahrg. 1876. Dez.-Heft.* **1877.**
— *Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. 1. Rippen und unteres Bogensystem. 2. Verschiebungen des Darmbeines und der Sacralregion der Wirbelsäule von Amphibien. Ebenda. Bd. LXXIV. I. Abt.* **1876.**
— *Ueber die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden Elastica. Ebenda. Math.-nat. Kl. Jahrg.* **1894.**
Cligny, Adolphe. *Les pleurapophyses caudales des Sauriens. Miscellanées biologiques dédiées au Prof. Alfred Giard, Paris 1899. Trav. stat. zool. Wimereux. T. VII.* **1900.**

Cope, E. D. *The rhachitomous Stegocephali. Amer. Nat.* **1882.**
— *The Batrachian Intercentrum. Ibid.* **1886.**
— *The intercentrum of Sphenodon. Ibid.* **1886.**
— *The homology of the chevron bones. Ibid.* **1887.**
— *On the intercentrum of the terrestrial Vertebrata. Trans. of the Amer. Phil. Soc. Vol. XVI. New Series. Part 2. Philadelphia* **1888.**
— *The Batrachia of North America. Bull. U. S. Nat. Mus. No. 34.* **1889.**
— *On the osteology of the Lacertilia. Proc. Amer. Phil. Soc. XXX* **1892.**
Cornet. *Note sur le prétendu proatlas des Mammifères et de Hatteria punctata. Bull. Acad. R. Belg. T. XV.* **1888.**
Cornevin et **Lesbre.** *Mémoire sur les variations numériques de la colonne vertébrale et des côtes chez les mamifères domestiques. Rec. de med. vétérinaire. 8. Sér. T. IV.* **1897.**
Corning, H. K. *Ueber die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhlen bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XVII.* **1891.**
Credner, H. *Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. d. Dtsch. geol. Ges.* **1881—1886.**
— *Dasselbe. Teil VIII.* **1889.** *Teil IX.* **1890.**
— *Ueber Palaeohatteria. Ztschr. dtsch. geol. Ges. Bd. XL.* **1888.**
— *Die Urvierfüßler (Eoterapoda) des sächsischen Rothliegenden. Berlin* **1894.**
Cunningham, J. D. *The occasional eight true rib in Man. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXIV.* **1889.**
Cuvier. *Recherches sur les ossements fossiles. 4. édit.* **1835—1839.**
— *Leçons d'anatomie comparée. 2. édit. I.* **1836.**
Davison, Alvin. *A preliminary Contribution to the development of the vertebral column and its appendages. Anat. Anz. Bd. XIV.* **1898.**
Disse, J. *Skelettlehre. Abt. I. Allgemeines, Wirbelsäule, Thorax. Handb. d. Anat. d. Menschen. Hrsg. von K. v. Bardeleben. Lief. I. Jena* **1896.**
Dollo, L. *Cinquième note sur les Dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. R. Bruxelles.* **1884.**
— *Sur le proatlas. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. III.* **1889.**
— *Sur la morphologie de la colonne vertébrale. Bull. sc. Giard. T. XXIV.* **1892.**
— *Sur la morphologie des côtes. Bull. sc. de la France et Belgique. T. XXIV.* **1892.**
— *Sur la morphologie des côtes. Ibid. Année 25.* **1893.**
— *Sur la morphologie de la colonne vertébrale. Sur le Lepidosteus. Ibid. T. XXV.* **1893.**
Dugès, A. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Mém. Inst. de France. T. VI.* **1835.**
Duméril, Aug. *Histoire naturelle des Poissons. T. I. Elasmobranches. Paris* **1865.**
Dürr. *Ueber Assimilation des letzten Bauchwirbels an das Kreuzbein. Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe. Bd. VIII.* **1860.**
Dwight, Th. *The sternum as index of sexe and age. Journ. of Anat. Vol. XV.* **1881.**
— *Description of the human spines etc. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.**
— *Description of the human spines showing numerical variation in the Warren Museum of the Harvard Medical School. Memoirs of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. V. Boston* **1901.**
v. Ebner, V. *Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XCVII. 3. Abt. Wien 1889. Jahrg.* **1888.**
— *Ueber die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Ebenda. Math.-nat. Kl. Bd. CI. 3. Abt.* **1892.**
— *Ueber den feineren Bau der Chorda dorsalis von Myxine nebst weiteren Bemerkungen über die Chorda von Ammocoetes. Ebenda. Bd. CIV.* **1895.**
— *Ueber den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus. Ebenda. Bd. CIV.* **1895.**
— *Ueber den feineren Bau der Chorda dorsalis von Acipenser. Ebenda. Bd. CIV.* **1895.**
— *Ueber den feineren Bau der Chorda dorsalis der Cyclostomen. Ebenda. Bd. CIV.* **1895.**
— *Ueber die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Ebenda. Bd. CV.* **1896.**
— *Ueber die Chordascheiden der Fische. Verh. d. Anat. Ges. zu Berlin.* **1896.**
— *Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXII.* **1897.**
Ecker, A. *Icones physiologicae. Leipzig* **1851—1859.**
Engel. *Ueber Halsrippen beim Menschen. Diss. München* **1887.**
Eggeling, H. *Zur Morphologie des Manubrium sterni. Festschr. z. 70. Geburtstage von E. Haeckel.* **1904.**
Ehlers, E. *Nebendarm und Chorda dorsalis. Nachr. d. Gesell. Wissensch. Göttingen.* **1885.**

Eimer, Th. *Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Leipzig* ***1901.***
Fick, A. G. *Zur Entwickelungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1879.***
Field, H. H. *Bemerkungen über die Wirbelsäule bei den Amphibien nebst Schilderung eines abnormen Wirbelsegmentes. Morph. Jahrb. Bd. XXII.* ***1895.***
Flesch, M. *Ueber das Schwanzende der Wirbelsäule. Sitzungsber. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XIII.* ***1879.***
Flower, W. H. *Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Nach der 3. unter Mitwirkung von H. Gadow durchgesehenen Orig.-Ausgabe. Leipzig* ***1888.***
Fraisse, P. *Beitrag zur Anatomie von Pleurodeles Walthii. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. V.* ***1882.***
— *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Cassel* ***1885.***
Franz, K. *Ueber die Entwickelung von Hypochorda und Ligamentum longitudinale ventrale bei Teleostiern. Morph. Jahrb. Bd. XXV.* ***1898.***
Frenkel. *Beiträge zur anatomischen Kenntnis des Kreuzbeins der Säugetiere. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.* ***1873.***
Freud. *Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von Ammocoetes. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXV.* ***1877.***
Fritsch, A. *Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag I.* ***1883.*** *II.* ***1885.***
Froriep, A. *Kopfteil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Beitr. z. Anat. u. Embryol. als Festschr. f. J. Henle.* ***1882.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1883.*** — *II. Beobachtung an Säugetierembryonen. Ebenda.* ***1886.***
Funke, E. *Ueber einen Processus odontoideus atlantis hominis. Anat. Anz. Bd. XIV.* ***1898.***
Fürbringer, M. *Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXIV.* ***1900.***
Gadow, H. u. Selenka, E. *Vögel in Bronn's Klassen und Ordnungen. Leipzig* ***1891.***
— *and Miss* ***Abbott, E. C.*** *On the evolution of the vertebral column of Fishes. Phil. Transac. of the Royal Soc. of London. Vol. CLXXXVI. (Read 1894.)* ***1896.***
— *On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Ibid. Vol. CLXXXVII.* ***1896.***
— *On the nature of intercalated vertebrae of Sharks. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIV. N. Ser. Vol. XIV.* ***1899.***
— *Amphibia and Reptilia. London* ***1901.***
Garbowski, T. *Zur Beurteilung vertebraler Regionen bei Vögeln. Anat. Anz. Bd. XI.* ***1896.***
Gaudry, A. *Les reptiles de l'époque permienne aux environs d'Autun. Bull. Soc. géol. de France. Déc.* ***1878.***
— *Les enchainements du monde animal. I. Fossiles primaires. Paris* ***1883.*** *II. Fossiles secondaires.* ***1890.***
Gaupp, E. *Die Entwickelung der Wirbelsäule. Zusammenfassende Uebersicht. Zool. Centralbl. Jhrg. 3.* ***1896.***
— *Die Entwickelung der Wirbelsäule. IV.—VI. Zusammenfassende Uebersicht. Ebenda. Jhrg. 4.* ***1897.***
Gegenbaur, C. *Ueber Bau und Entwickelung der Wirbelsäule bei Amphibien überhaupt und beim Frosche insbesondere. Abh. d. Naturf.-Gesellsch. zu Halle. Bd. VI. (1861.)* ***1862.***
— *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig* ***1862.***
— *Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. III.* ***1867.***
— *Ueber die episternalen Skelettteile und ihr Vorkommen bei den Säugetieren und beim Menschen. Ebenda. Bd. IV.* ***1868.***
— *Ueber das Skelettgewebe der Cyclostomen. Ebenda. Bd. V.* ***1870.***
— *Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Ebenda. Bd. VI.* ***1871.***
— *Zur Bildungsgeschichte lumbosacraler Uebergangswirbel. Ebenda. Bd. VII.* ***1873.***
— *Einige Bemerkungen zu Goettes „Entwickelungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere". Morph. Jahrb. Bd. I.* ***1876.***
— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Leipzig* ***1898.***
Gérard, G. *Anomalies osseuses. Sur la présence d'une côte cervicale articulée avec la première côte formée elle-même de la fusion des deux premières côtes thoraciques. Bibliogr. anat. T. VIII. Fasc. 2.* ***1900.***

Goette, A. *Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig* **1875.**
— *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIV.* **1877.**
— *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 1. Die Cyslostomen. Ebenda. Bd. XV.* **1878.**
— *Nachtrag zum Aufsatz „Die Wirbelsäule und ihre Anhänge". 1. Die Cyclostomen. Ebenda. Bd. XV.* **1878.**
— *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 2. Die Ganoiden. 3. Die Plagiostomen. 4. Chimaera. Ebenda. Bd. XV.* **1878.**
— *Zur Morphologie des Wirbelsystems I. Zool. Anz. Bd. I.* **1878.**
— *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 5. Teleostier. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVI.* **1879.**
— *Ueber die Zusammensetzung der Wirbel bei den Reptilien. Zool. Anz.* **1894.**
— *Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXII.* **1897.**
— *Ueber die Entwickelung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten. Ebenda. Bd. LXVI.* **1899.**
Goodsir. *On the anatomy of Amphioxus lanceolatus. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XV.* **1841.**
Göppert, E. *Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morph. Jahrb. Bd. XXIII.* **1895.**
— *Zur Kenntnis der Amphibienrippen. Vorl. Mitt. Morph. Jahrb. Bd. XXII.* **1895.**
— *Die Morphologie der Amphibienrippen. Festschrift für Gegenbaur.* **1896.**
— *Bemerkungen zur Auffassung der Morphologie der Rippen in Rabl's „Theorie des Mesoderms". Morph. Jahrb. Bd. XXV.* **1897.**
— *Erläuternde Bemerkungen zur Demonstration von Präparaten über die Amphibienrippen. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch.* **1898.**
Grassi, B. *Beiträge zur äußeren Kenntnis der Entwickelung der Wirbelsäule der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. VIII.* **1883.**
— *Développement de la colonne vertébrale chez les poissons osseux. Archiv biologie. T. IV.* **1883.**
— *Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei Reale Accad. dei Lincei 1882—1883. Roma* **1883.**
Gruber, W. *Halsrippe bei Canis familiaris. Archiv. f. Anat. Phys.* **1867.**
— *Ueber die Halsrippen des Menschen mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Mém. d. l'Acad. Imp. d. sc. d. St. Pétersbourg. 7. Sér. T. XIII. No. 2.* **1869.**
Hagen, W. *Die Bildung des Knorpelskeletts beim menschlichen Embryo. Archiv f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Anat. Abt.* **1900.**
Hasse, C. *Entwickelung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugetiere. Anat. Studien. I.* **1873.**
— *und* **Schwarck, W.** *Studien zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule, insbesondere des Menschen und der Säugetiere. Anat. Studien. Leipzig* **1873.**
— *Die fossilen Wirbel. Morph. Jahrb. Bd. II.* **1876.**
— *Die fossilen Wirbel. Ebenda. Bd. III.* **1877.**
— *Die fossilen Wirbel. Ebenda. Bd. IV.* **1878.**
— *und* **Born, G.** *Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. Leipzig* **1879.**
— *Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwickelung der Wirbelsäule. Jena* **1879—1882.**
— *Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Jena* **1883.**
— *Das natürliche System der Elasmobranchier. Ergänzungsheft. Jena* **1885.**
— *Die Entwickelung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl.* **1892.**
— *Die Entwickelung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien. Ebenda. Bd. LV.* **1893.**
— *Die Entwickelung der Wirbelsäule der Elasmobranchier. Ebenda. Bd. LV.* **1893.**
— *Die Entwickelung und der Bau der Wirbelsäule der Ganoiden. Ebenda. Bd. LVII.* **1894.**
— *Die Entwickelung der Wirbelsäule der Cyclostomen. Ebenda. Bd. LVII.* **1894.**
— *Allgemeine Bemerkungen über die Entwickelung und die Stammesgeschichte der Wirbelsäule. Anat. Anz. Jahrg. VIII.* **1893.**
— *Die Entwickelung der Wirbelsäule der Dipnoi. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LV.* **1893.**
Hatschek, B. *Studien über die Entwickelung der Amphioxus. Arb. Zool. Inst. Wien.* **1882.**
— *Ueber den Schichtenbau der Amphioxus. Verhandl. Anat. Gesellsch. Würzburg.* **1888.**
— *Die Rippen der Wirbeltiere. Ebenda. Berlin.* **1889.**

Hay*, O. P.** *On the structure and development of the vertebral column of Amia. Field Columb. Mus. Public. 5. Zool. Ser. Vol. VI. No. 1.* ***1895.
— *The structure and mode of development of the vertebral column. Science. N. S. Vol. IV.* ***1897.***
Haycraft. *The development of the Carapace of the Chelonia. Transact. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXXVI. (1890)* ***1892.***
Henneguy. *Recherches sur le développement des poissons osseux. Journ. anat. physiol. Paris.* ***1888.***
Heusinger. *Merkwürdige Metamorphose des Brustbsines und der ersten Rippen. Meckel's Archiv. Bd. VI.* ***1820.***
Hoffmann*, C. K.** *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. VIII. Ueber die Chorda dorsalis bei den Schildkröten. IX. Morphologie der Rippen. Niederl. Archiv f. Zool. Bd. IV.* ***1878.
— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. X. Ueber das Vorkommen von Halsrippen bei Schildkröten. XI. Ueber das Verhältnis des Atlas und des Epistrophus bei den Schildkröten. XII. Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeines bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren und dem Menschen. Ebenda. Bd. V.* ***1879.***
— *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Chorda dorsalis. Festschr. f J. Henle.* ***1882.***
Holl, M. *Ueber die richtige Deutung der Querfortsätze der Lendenwirbel und die Entwickelung der Wirbelsäule des Menschen. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXXXV. Abt. III.* ***1882.***
Howes, G. B. *Concerning the proatlas. Proc. Zool. Soc.* ***1890.***
— *Notes on the variability and development of the vertebrae and limb skeleton of the Amphibia. Ibid.* ***1894.***
— *and* **Swinnerton, H. H.** *On the development of the skeleton of the Tuatara, Sphenodon punctatus. Transact. Zool. Soc. London.* ***1901.***
Hubrecht, A. W. *Beitrag zur Kenntnis des Kopfskeletts der Holocephalen. Morph. Jahrb. Bd. III.* ***1877.***
Huxley. *Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Uebers. v. F. Ratzel.* ***1873.***
Hyrtl, J. *Ueber normale Querteilung der Saurierwirbel. Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. X.* ***1853.***
Jaeger, G. *Das Wirbelkörpergelenk der Vögel. Sitzungsber. Akad. Wien. Bd. XXXIII.* ***1858.***
Jaekel, Otto. *Die Organisation von Archegosaurus. Zeitschr. Deutsch. geol. Ges. Bd. XLVIII.* ***1896.***
von Jhering, H. *Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig* ***1878.***
— *Ueber den Begriff der Segmente bei Wirbeltieren und Wirbellosen, nebst Beobachtungen über die Wirbelsäule des Menschen. Centralbl. f. d. med. Wiss. No. 9.* ***1878.***
— *Ueber die Wirbelsäule von Pipa. Morph. Jahrb. Bd. VI.* ***1880.***
Joseph, H. *Ueber das Achsenskelett des Amphioxus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIX.* ***1895.***
Iwanzow. *Scaphirhynchus. Eine vergleichend-anatomische Beschreibung. Moskau* ***1887.***
Kann, Max. *Das vordere Chordaende. Diss. Erlangen* ***1888.***
Kapelkin, W. *Zur Frage über die Entwickelung des axialen Skeletts der Amphibien. Bull. Sociét. d. Naturalistes de Moscou. T. XIV.* ***1900.***
Keibel, Fr. *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Archiv Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1889.***
— *Ueber den Schwanz des menschlichen Embryos. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1891.***
Klaatsch, H. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I. Ueber den Urzustand der Fischwirbelsäule. Morph. Jahrb. Bd. XIX.* ***1893.***
— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. II. Ueber die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. Ebenda. Bd. XX.* ***1893.***
— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. III. Zur Phylogenese der Chordascheiden und zur Geschichte der Umwandlungen der Chordastruktur. Ebenda. Bd. XXII.* ***1895.***
— *Zur Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hypochorda. Ebenda. Bd. XXV.* ***1898.***
— *Ueber die Chorda und die Chordascheiden der Amphibien. Verhandl. Anat. Ges. 11. Vers.* ***1897.***
Knickmeyer, C. *Ueber die Entwickelung der Rippen, Querfortsätze und unteren Bogen bei Triton. Diss. München* ***1891.***
Kölliker, A. *Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. IX.* ***1859.***
— *Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. in Würzburg. Bd. X.* ***1860.***

Kölliker, A. *Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis. Ebenda. Bd. X.* **1860.**
— *Ueber das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Leipzig* **1860.**
— *Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Abhandl. d. Senckenb. Naturf. Ges. Bd. V. 1864—65.* **1864.**
— *Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis. Verh. d. Phys.-med. Ges. in Würzburg. N. F. Bd. III.* **1872.**
— *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig* **1879.**
— *Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitzungsber. d. Phys.-med. Gesellsch. in Würzburg.* **1883.**
Kollmann. *Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1891.**
Kossmann, R. *Bemerkungen über die sogenannte Chorda des Amphioxus. Verhandl. Phys.-med. Ges. in Würzburg.* **1874.**
Kowalewsky, A. *Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg.* **1867.**
— *Zur Entwickelung des Amphioxus. Schriften d. Naturf. Gesellsch. Kiew. Bd. I.* **1870.**
— *Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus etc. Archiv mikrosk. Anat. Bd. XIII.* **1876.**
Krause, W. *Der Ventriculus terminalis des Rückenmarks. Archiv mikrosk. Anat. Bd. XI.* **1875.**
Kröncke, H. *Ueber die siebente Halsrippe. Diss. Kiel* **1894.**
Lankaster, Ray. *Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIX.* **1889.**
Lavocat. *Côtes et sternum des vertébrés. Mém. de l'Acad. de Toul. Sér. 9. T. I.* **1889.**
Leboucq, H. *Recherches sur le mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrates supérieurs. Arch. de biol. T. I.* **1880.**
— *De quelques anomalies des côtes chez l'homme. Extr. des Ann. de la Soc. de méd. de Gand.* **1885.**
— *Zur Frage nach der Herkunft überzähliger Wirbel. Verhandl. d. Anat. Ges.* **1894.**
— *Die Querfortsätze der Halswirbel in ihrer Beziehung zu Halsrippen. Ebenda.* **1894.**
— *Recherches sur les variations anatomiques de la première côte chez l'homme. Journ. de biol. T. XV.* **1898.**
Leydig, F. *Zur Anatomie und Physiologie der Chimaera monstrosa. Müller's Archiv f. Anat.* **1851.**
— *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig* **1852.**
— *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin* **1853.**
— *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt* **1857.**
Lotz, Th. *Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden etc. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XIV.* **1864.**
Löwe, L. *Zur Kenntnis der Säugetierchorda. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVI.* **1879.**
Luschka, H. *Die Halsrippen und die Ossa suprasternalia des Menschen. Denkschr. d. Kais. Ak. d. Wiss. Bd. XVI. Abt. 2. Wien* **1859.**
Lwoff, B. *Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. Soc. Imp. Naturalistes de Moscou. No. 2.* **1887.**
— *Ueber Bau und Entwickelung der Chorda von Amphioxus. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. IX.* **1891.**
— *Ueber den Zusammenhang von Markrohr und Chorda beim Amphioxus und ähnliche Verhältnisse bei den Anneliden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LVI.* **1893.**
Macalister, A. *Notes on the development and variation of the atlas. Journ. Anat. Phys. Vol. XXVII.* **1893.**
— *The development and varieties of the second cervical vertebra. Ibid. Vol. XXVIII.* **1894.**
Männer, H. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI.* **1899.**
Männich, H. *Beiträge zur Entwickelung der Wirbelsäule von Eudyptes chrysocome. Inaug.-Dissert. Jena* **1902.**
Markowski, J. *Ueber die Varietäten der Ossifikation des menschlichen Brustbeins und über deren morphologische Bedeutung. Poln. Archiv f. biol. u. med. Wiss. Bd. I.* **1902.**
— *Sollte der Verknöcherungsprozeß des Brustbeins von keiner morphologischen Bedeutung sein? Anat. Anz. Bd. XXVI.* **1905.**
Mayer, P. *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VI.* **1886.**
Meckel, J. F. *System der vergleichenden Anatomie. Halle* **1821—1833.**
Merkel, F. *Ueber den Bau der Lendenwirbelsäule. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1877.**

Meyer, H. v. *Ueber den Archaegosaurus der Steinkohlenformation. Palaeontographica. Bd. I.* **1851.**
— *Reptilien aus der Steinkohlenformation in Deutschland. Palaeontographica. Bd. VI. Kassel* **1857.**
— *Reptilien aus der Steinkohlenformation in Deutschland. Cassel* **1858.**
v. Mihalkowics, V. *Wirbelsäule und Hirnanhang. Archiv mikr. Anat. Bd. XI.* **1875.**
— *Die Chorda des Amphioxus lanceolatus. Ebenda. Bd. XI.* **1876.**
Minot, Ch. S. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Dtsch. Ausgabe. Leipzig* **1894.**
Mivart, St. G. *On the axial skeleton of the Urodela. Proc. Zool. Soc.* **1870.**
Müller, Aug. *Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Archiv f. Anat. u. Phys.* **1853.**
Müller, H. *Regeneration von Eidechsenschwänzen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. II.* **1852.**
— *Ueber das Vorkommen von Resten der Chorda dorsalis beim Menschen nach der Geburt. Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. II.* **1858.**
Müller, Joh. *Vergleichende Anatomie der Myxinoden. 1. T. Abh. d. K. Akademie d. W. in Berlin aus dem Jahre 1834. Berlin* **1836.**
— *Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Abh. Berl. Akad.* **1841.**
— *Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Sitzungsb. Berl. Akad.* **1844** *und selbständig Berlin* **1846.**
Müller, W. *Ueber den Bau der Chorda dorsalis. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. VI.* **1871.**
Murray, J. A. *The vertebral column of certain primitive Urodela: Spelerpes, Plethodon, Desmognathus. Anat. Anz. Bd. XIII.* **1897.**
Osborn, Henry Fairfield. *Intercentra and hypapophyses in the cervical region of Mosasaurs, Lizards and Sphenodon.* **1900.**
Owen. *On the development and homologies of the carapace and plastron of the Chelonian Reptiles. Phil. Transct. London.* **1849.**
Parker, T. J. *On the origin of the sternum. Trans. New Zealand Inst. Vol. XXIII.* **1891.**
Parker, W. K. *A monograph on the structure and development of the shoulder girdle in the vertebrates. Ray. Society London.* **1868.**
— *Structure and development of the shoulder girdle and sternum in the vertebrata. London* **1868.**
Paterson, A. M. *The human sacrum. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society. Vol. V (Ser. 2).* **1893.**
— *The sternum; its early development and ossification in Man and Mammals. Journ. Anat. Phys. Vol. XXXV. N. Ser. Vol. XV. Part 1.* **1900.**
— *The human sternum. Published for the University Press of Liverpool. London* **1904.**
Pérépelkine, K. *Sur la structure de la notochorde de la lamproie. Bull. Soc. Imp. d. Naturalistes d. Moscou. T. III.* **1878.**
Peter, K. *Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Diss. Freiburg* **1894.**
— *Ueber die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz.* **1895.**
Peters. *Ueber die Entwickelung des Schildkrötenskelettes. Müller's Arch. f. Anat.* **1839.**
Pfützenreuter, E., *Ueber einen Fall eines rippenartigen Querfortsatzes am ersten Lendenwirbel bei Camelus bactrianus L. Dissert. Königsberg* **1904.**
Pilling. *Ueber die Halsrippen des Menschen. Diss. Rostock* **1894.**
Platt, Julia B. *Fibres connecting the central nervous system and chorda in Amphioxus. Anat. Anz. Bd. IV.* **1892.**
Popowsky, J. *Zur Frage der Rippenspaltung. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**
Rabl, C. *Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV.* **1889.**
— *Theorie des Mesoderms. (Fortsetzung, 2. Teil.) Morphol. Jahrb. Bd. XIX.* **1893.**
— *Theorie des Mesoderms. 1. Teil. Vorwort. Leipzig* **1897.**
Rathke, H. *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Halle* **1827.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Tiere, eine Bemerkung. (Entwickelung des Sternums bei Vögeln und Säugetieren.) Müller's Archiv.* **1838.**
— *Entwickelungsgeschichte der Natter. Königsberg* **1839.**
— *Ueber die Entwickelung der Schildkröten. Braunschweig* **1848.**
— *Ueber den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier. Königsberg* **1853.**
— *Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig* **1866.**
— *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. III. Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (Ammocoetes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon Planeri). Neueste Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig. Bd. II. 2.*

Reichert, C. B. *Ueber das vordere Ende der Chorda dorsalis bei frühzeitigen Haifischembryonen (Acanthias vulgaris). Abh. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* **1877.**

Reid, R. *Deficiency of the lest half of a dorsal vertebra. Journ. Anat. Phys.* **1876.**

Remak, R. *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin* **1850—1855.**

Retzius, A. *Ueber die richtige Deutung der Seitenfortsätze an den Rücken- und Lendenwirbeln beim Menschen und den Säugetieren. Archiv f. Anat. u. Phys.* **1849.**

Retzius, G. *Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* **1881.**

— *Ueber das hintere Ende des Rückenmarkes bei Amphioxus, Myxine und Petromyzon. Biolog. Untersuch. Bd. VI.* **1895.**

Ridewood, W. G. *On the development of the vertebral column in Pipa and Xenopus. Anat. Anz. Bd. XIII.* **1897.**

— *Some observations on the caudal diplospondyly of Sharks. Journ. Linn. Soc. London. Zool. Vol. XXVII.* **1899.**

Robin, Ch. *Recherches sur un appareil., qui se trouve dans les poissons du genre des Raies. Annales sc. nat. T. VII.* **1847.**

— *Mémoire sur le développement des vertèbres, atlas et axis. Journ. anat. phys. T. I. Paris* **1864.**

Rochebrane. *Mémoire sur les vertèbres des Ophidiens. Journ. de l'anat. et de la phys.* **1881.**

Rodenacker, G. *Ueber den Säugetierschwanz mit besonderer Berücksichtigung der kaudalen Anhänge des Menschen. Diss. Freiburg-Breisgau* **1898.**

Rolph, W. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morphol. Jahrb. Bd. II.* **1876.**

Rosenberg, E. *Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule und des Centrale carpi des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. I. Leipzig* **1875.**

— *Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule. Sitzungsber. der Naturforschergesellschaft bei der Universität Dorpat, Sitzung vom 17. Februar. Bd. VII.* **1883.**

— *Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Teil der Wirbelsäule einiger Selachier. Dorpat* **1884.**

— *Untersuchungen über die Wirbelsäule der Säugetiere. Sitzungsber. der Naturforschergesellschaft bei d. Univ. Dorpat. 1885. Bd. VII.* **1886.**

— *Ueber die Wirbelsäule der Myrmecophaga jubata Linné. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. II.* **1896.**

— *Ueber eine primitive Form der Wirbelsäule des Menschen. Verh. Anat. Ges. 11. Vers.* **1897.**

— *Ueber eine primitive Form der Wirbelsäule des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**

Rückert. *Ueber die Entstehung des Exkretionssystems der Selachier. Archiv f. Anat. Physiol.* **1888.**

Ruge, G. *Ueber die Entwickelung des Sternum. Morphol. Jahrb. Bd. V.* **1879.**

— *Untersuchungen über Entwickelungsvorgänge am Brustbein und der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Ebenda. Bd. VI.* **1880.**

Sabatier, Armand. *Morphologie du sternum et des clavicules. C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXXIV. No. 15.* **1897.**

— *Sur la signification morphologique des os en chevron des vertèbres caudales. Ibid.* **1897.**

Sagemehl, M. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. 1. Das Cranium von Amia calva. Morph. Jahrb. Bd. IX.* **1883.**

Schaffer, J. *Ueber das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI.* **1896.**

— *Der feinere Bau und die Entwickelung des Schwanzflossenknorpels von Petromyzon und Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.**

Schauinsland, H. *Zur Entwickelung des Pinguins. Verh. Gesellsch. deutsch. Naturf. Aerzte.* **1890.**

— *Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria. (Skelettsystem, schallleitender Apparat, Hirnnerven etc.) Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. LVI.* **1900.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. Sphenodon, Callorhynchus, Chamaeleo. Zoologica, herausgeg. von C. Chun. Bd. XVI. Stuttgart* **1903.**

Scheel, C. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XX.* **1893.**

Schmidt, L. *Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von Amia calva. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV.* **1892.**

Schmidt, V. *Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. II.* **1893.**

Schneider, A. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin* ***1879.***
Schöne, G. *Vergleichende Untersuchungen über die Befestigungen der Rippen an der Wirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XXX.* ***1902.***
Schultze, C. A. S. *Ueber die ersten Spuren des Knochensystems und die Entwickelung der Wirbelsäule in den Tieren. Meckel's Deutsches Archiv f. d. Physiol. Bd. IV.* ***1818.***
Schultze, O. *Ueber embryonale und bleibende Segmentierung. Verhandl. Anat. Gesellsch. Berlin.* ***1896.***
— *Grundriß der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig* ***1897.***
Schwarck, W. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule bei den Vögeln. Anat. Studien. (Herausgeg. v. Hasse.) Bd. I.* ***1873.***
Schwegel, A. *Die Entwickelungsgeschichte der Knochen des Stammes und der Extremitäten. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. XXX.* ***1858.***
Scott, W. B. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII.* ***1882.***
Seeliger, O. *Einige Bemerkungen über den Ruderschwanz der Appendicularien. Zeitschr wiss. Zool. Bd. LXVII.* ***1900.***
Semper. *Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und der Wirbellosen. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg.* ***1875.***
Shufeldt, R. W. *The osteology of Amia calva etc. Report of U. S. Comm. of Fish and Fisheries for 1883.* ***1885.***
Siebenrock, F. *Ueber Wirbelassimilation bei den Sauriern. Ann. d. k. k. Naturhist. Hofmuseums. Bd. VII. No. 4.* ***1892.***
Spencer, Herbert. *Genesis of the vertebrale column. Nature. Vol. LXII.* ***1900.***
Stannius. *Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl.* ***1854.***
Stieda, L. *Ueber Halsrippen. Virchow's Archiv. Bd. XXXVI.* ***1866.***
— *Studien über den Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. St. Pétersbourg. T. VII. Sér. 19.* ***1873.***
Strauch, M. *Anatomische Untersuchungen des Brustbeins des Menschen. Diss. Dorpat* ***1881.***
Studnička, F. *Ueber das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel. Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss. Math.-nat. Kl.* ***1897.***
Symington, Johnson. *The vertebral column of a young Gorilla. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXIV.* ***1889.***
Tredgold, A. F. *Variations of ribs in the Primates with especial reference to the number of sternal ribs in Man. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XXXI.* ***1897.***
Turner, W. *On the so-called two-headed ribs in Whales and in Man. Journ. Anat. and Phys. Vol. V. P. 2.* ***1871.***
Ussow, S. *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bull. Soc. Impér. des Nat. de Moscou. N. 1/2.* ***1900.***
Völtzkow, A. *und* **Döderlein, L.** *Zur Frage nach der Bildung der Bauchrippen. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. XXVI. Heft 3. Frankfurt* ***1901.***
Weiss, A. *Die Entwickelung der Wirbelsäule der weißen Ratte, besonders der vorderen Halswirbel. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIX.* ***1901.***
Welcker, H. *Ueber Bau und Entwickelung der Wirbelsäule. Zool. Anz. Jhrg. 1.* ***1878.***
Wiedersheim, R. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena* ***1879.***
— *Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 2. Aufl. Freiburg und Leipzig* ***1893.***
— *Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 3. Aufl. Jena* ***1893.***
Wijhe, van. *Ueber die Mesodermsegmente des Selachierkopfes. Amsterdam* ***1883.***
Zehntner, L. *Beiträge zur Entwickelung von Cypselus melba. Archiv f. Naturgesch. Jhrg. 56. Bd. I. Berlin* ***1890.***
Zykoff, W. *Ueber das Verhältnis des Knorpels der Chorda bei Siredon pisciformis. Bull. Soc. Nat. Moscou.* ***1893.***

Sechstes Kapitel.

Die Entwickelung des Kopfskelettes.

Von

Prof. **E. Gaupp** (Freiburg i. B.).

I. Allgemeine Entwickelungsgeschichte des Kopfskelettes.

A. Einleitung.

(Aufgaben des Kopfskelettes. Funktionswechsel der Hartgebilde. Material der Komponenten des Kopfskelettes).

Aufgaben des Kopfskelettes. Gegenüber der relativen Einfachheit, die das Rumpfskelett zeigt, bietet das Kopfskelett der Wirbeltiere außerordentlich komplizierte Gestaltungen dar, die auch bei den verschiedenen Klassen eine viel größere Mannigfaltigkeit aufweisen, als das am Rumpfskelett der Fall ist. Der Grund hierfür liegt einmal in den zahlreichen, mannigfach gestalteten und mit vielseitigen Verrichtungen betrauten Organen, die am Kopf der Wirbeltiere auf kleinem Raume zusammengedrängt sind, andererseits in der Lage am vordersten Ende des Körpers, aus der dem Kopfe teils neue spezielle Aufgaben erwachsen, teils mechanische Einflüsse auf seine Gestaltung sich ergeben.

Am Kopfe erlangt das Centralnervensystem seine voluminöseste Entwickelung und zugleich seine weitestgehende Gliederung in einzelne Abschnitte, von denen ein jeder einer besonderen Ausbildung fähig ist; hier liegen auch die hauptsächlichsten Sinnesorgane, Auge, Ohr und Geruchsorgan, die in der Wirbeltierreihe die mannigfaltigsten formalen Ausgestaltungen erfahren, und von denen das Geruchsorgan dadurch, daß seine Höhle (von den Dipnoern an) in Kommunikation mit der Mundhöhle tritt, den Anstoß zur Ausbildung neuer, der Luftrespiration dienender Einrichtungen giebt. Am Kopfe findet sich zudem der Anfangsteil des Darmrohres, mit seinen vielfachen Einrichtungen zum Ergreifen und zur provisorischen Bewältigung der Nahrung, mit den besonderen Anpassungen, die er mit dem Eintritt der Nasenhöhle in den Dienst der Luftrespiration erfährt, und mit den Schlundspalten, die seinen hinteren Abschnitt durchsetzen und bei den wasserlebenden Anamnia als Kiemenspalten eine hohe Ausbildung erfahren.

Die Hartgebilde, die in der Umgebung der genannten Organe auftreten, bilden das Kopfskelett. Ihre Form und Anordnung wird durch jene Organe bestimmt und beeinflußt, und der von ihnen zusammengesetzte Skelettkomplex, der Schädel, wird zu einem kom-

plizierten Gebilde, das ganz besonders durch die große Vielfältigkeit in den Einrichtungen des Kieferapparates bei den einzelnen Wirbeltieren das verschiedenartigste Aussehen darbietet.

Den durch die Einzelorgane und ihre Funktion bedingten Momenten gesellen sich dann noch die hinzu, die auf das Kopfskelett ihren Einfluß äußern, weil dieses den vordersten Teil des Körpers bildet. So wird bei wasserlebenden Tieren der Kopf zu einem Wasserbrecher geformt, gelegentlich unter Ausbildung besonderer Skelettgebilde, die nur hierin ihre Erklärung finden, so erhalten die Schädel bei grabenden Formen aus den verschiedenen Wirbeltierklassen übereinstimmende formale Charaktere. Die speziellen Anforderungen, die der Flug der Vögel an die Lastverteilung im Vogelkörper stellt, üben auf das Kopfskelett dieser Wirbeltierklasse nicht minder ihren Einfluß aus, als der aufrechte Gang beim Menschen. Schließlich aber entspricht es der exponierten Lage des Kopfes, daß sein Skelett Waffen oder Schmuckteile ausbildet (Geweihe, Hörner, Schädelhöcker mancher Vögel u. a.).

Funktionswechsel der Hartgebilde. Der Natur der Hartgebilde als passiv funktionierender Organe entspricht es, daß das einzelne Skelettelement oder ein Teil eines solchen seine specielle Funktion ändern kann. Der Anstoß hierzu kann in verschiedenen Momenten gegeben sein. So kann die Vergrößerung eines Organes am Kopfe, wie eines Sinnesorganes oder des Gehirns, eine solche Veränderung in der Anordnung der Skelettteile bedingen, daß sich daraus für sie eine neue Verwendung ergiebt. Vielfach geht der Anstoß zu einer veränderten Anordnung der Skelettelemente vom Kieferapparat aus (Aenderung der Nahrung und Nahrungsaufnahme). Aber nicht nur die Anordnung, sondern auch Form und Gestaltung des einzelnen Skeletttеiles werden durch die veränderte Inanspruchnahme verändert. Daraus folgt, daß ein und dasselbe, morphologisch vergleichbare Skelettmaterial eine verschiedene Gestaltung annehmen kann, und daß zwischen Material einerseits und Form und Verwendung andererseits zu unterscheiden ist. In dem Funktionswechsel liegt denn auch zugleich die Erklärung für die Erscheinung, daß Skeletttеile oder specielle Gestaltungseigentümlichkeiten von solchen in ihrer Existenz nicht an das Fortwirken des ursächlichen Momentes geknüpft sind, dem sie ursprünglich ihre Entstehung verdankten. Denn die Ausbildung irgend einer besonderen Gestaltung an irgend einem Teile des Skelettes wird ihrerseits wieder andere Veränderungen in der Anordnung und Lagerung anderer Skelett- und Weichteile, Wechsel in den architektonischen Verhältnissen u. s. w. zur Folge haben, die nicht immer ohne weiteres wieder aufgegeben werden können. Durch Anpassungen an neue Bedingungen, durch Wechsel der ursprünglichen Bedeutung kann dann irgend eine Bildung fixiert bleiben, auch wenn die primären Bedingungen, die sie in die Erscheinung riefen, längst zu wirken aufgehört haben (Gaupp 1900).

Material der Komponenten des Kopfskelettes. Innerhalb der Wirbeltierreihe läßt die Ausbildung des Kopfskelettes in Bezug auf das Material verschiedene Zustände unterscheiden. Beim Amphioxus, bei dem ein Kopf überhaupt noch nicht scharf von dem Rumpfe abgesetzt ist, bestehen die festeren stützenden Partieen zwischen den Organen aus verdichtetem Bindegewebe, das nur stellenweise knorpelähnlichen Charakter annimmt. Von einem Schädel kann

hier aber noch nicht gesprochen werden. Bei den Cyclostomen sind bereits zum Teil recht komplizierte Knorpelteile am Kopfe in der Umgebung des Gehirns, der Sinnesorgane, der Mundhöhle und der Kiemenspalten vorhanden, und bei den Selachiern erscheint das knorpelige Cranium in hoher formaler Ausbildung und Vollständigkeit. Bei den übrigen Wirbeltieren treten dann zu den knorpeligen Schädelteilen knöcherne hinzu und gewinnen vielfach die Oberhand. Der Zustand, den das Kopfskelett der Cyclostomen und Selachier zeitlebens repräsentiert, wird als Primordialcranium (Jacobson 1842) oder auch, wegen des Materials, aus dem es aufgebaut ist, als Chondrocranium bezeichnet. Auch bei den über den Selachiern stehenden Wirbeltieren bildet sich embryonal als erster Repräsentant eines festen Kopfskelettes ein knorpeliges Primordialcranium; der Grad der Ausdehnung aber, in dem dasselbe in den erwachsenen Zustand übernommen wird, schwankt bei den einzelnen Klassen recht erheblich. Ein verschieden großer Teil von ihm geht wieder zu Grunde, hauptsächlich unter dem Einfluß der knöchernen Skeletteile, die, nachdem sie einmal in der Wirbeltierreihe aufgetreten sind, im allgemeinen zu den wichtigsten den Schädel aufbauenden Elementen werden.

Die knöchernen Elemente finden sich bei ihrer ersten Entstehung in verschiedener Lagerung zu dem Primordialcranium. Ein Teil von ihnen entsteht in mehr oder minder großer Entfernung von dem Primordialcranium, hauptsächlich nahe der Haut und der Mundschleimhaut, doch auch näher dem Knorpelschädel: immer aber von diesem durch Bindegewebe getrennt. Diese werden bezeichnet als Deck- oder Belegknochen (Allostosen). Eine zweite Kategorie entsteht von vornherein in Form von knöchernen Auflagerungen auf Teilen des Primordialcraniums in engster Nachbarschaft des letzteren, und im Laufe ihrer weiteren (phylogenetischen wie ontogenetischen) Entwickelung können sie in den Knorpel eindringen, ihn zur Zerstörung bringen und sich selbst an seine Stelle setzen. So entstehen an Stelle des Primordialcraniums knöcherne Territorien, die mit dem Namen Ersatzknochen (primordiale Knochen, Autostosen) bezeichnet werden.

Der definitive Schädel der über den Selachiern stehenden Wirbeltiere setzt sich somit aus unveränderten Knorpelteilen des primordialen Craniums und aus Knochen der beiden genannten Kategorieen zusammen. Er ist auch bei den Wirbeltieren, wo die Knochen sehr stark prävalieren und den Knorpel zurückdrängen, doch niemals ein reines Osteocranium, sondern immer enthält er noch irgendwelche Knorpelteile. Der reine trockene Knochenschädel, wie ihn die Sammlungen beherbergen, ist als Schädel unvollständig.

Im nachfolgenden wird erst das Primordialcranium als der älteste und konstanteste Teil des Kopfskelettes zur Behandlung kommen, alsdann die allgemeine Genese der knöchernen Elemente des Schädels.

B. Das Primordialcranium.

1. Allgemeine Entwickelungsverhältnisse.

(Einteilung des Primordialcraniums. Erste Zustände. Zeitliche Verhältnisse der Entwickelung. Histologische Differenzierung.)

Einteilung des Primordialcraniums. Die Knorpelteile, die in ihrer Gesamtheit das Primordialcranium oder Chondrocranium bilden, entstehen: 1) in der Umgebung des Gehirns und der drei Hauptsinnesorgane (Labyrinth-, Augen-, Geruchsblase) und

2) in der Umgebung des Kopfdarmes. Die erstgenannten Teile bilden den dorsal gelagerten neuralen Abschnitt des Craniums oder das Neurocranium (Gaupp), die letztgenannten den visceralen Abschnitt (Visceralskelett, Splanchnocranium); an ihm werden noch die sog. präoralen oder präkranialen Skelettteile und die Visceralbogen unterschieden.

Diese Einteilung hat indessen nur bei den niederen Wirbeltieren wirkliche Gültigkeit. Die Entstehungsgeschichte der Gehörknöchelchen bei den luftlebenden Formen, besonders bei den Säugern, ist ein Beispiel dafür, daß Teile, die ursprünglich dem visceralen Skelett angehören, unter Aufgabe ihrer primären Funktion in den Dienst eines Sinnesorganes treten können. Trotzdem werden sie später unter den visceralen Teilen geschildert werden.

Erste Zustände. Auch im Kopfgebiet ist das erste stützende Element die Chorda dorsalis, die in embryonaler Zeit nach vorn bis zum Zwischenhirn reicht und um deren vorderes Ende herum die Kopfbeuge erfolgt. Frühzeitig tritt Mesenchym auf, breitet sich um die Chorda aus, umhüllt das Medullarrohr, das Labyrinth-, Augen- und Geruchsbläschen, dringt zwischen die Myotome, verbreitet sich um das Darmrohr, in der Umgebung des Mundes und zwischen den Kiemenspalten. Im dorsalen Gebiete des Kopfes sind die Segmente des dorsalen Mesoderms, im ventralen die Seitenplatten die Quellen, aus denen die Mesenchymmassen fließen (s. Bd I, Kap. 5). Aus diesen Massen differenzieren sich nun in der Folge verschiedene Gebilde heraus: die Hüllen des Gehirns, die Hartgebilde des Schädels, das Corium u. a.

Von den Hartgebilden des Schädels entstehen zuerst die primordialen knorpeligen Teile, die in ihrer Gesamtheit das Primordialcranium darstellen.

Zeitliche Verhältnisse der Entwickelung. Die primordialen Skelettteile im Bereiche des Kopfes entstehen relativ spät, zu einer Zeit, wo die Organe, denen sie sich anpassen sollen, schon einen ziemlich hohen Grad der Ausbildung erlangt haben. Der Gang, den ihre Entwickelung einschlägt, ist durchaus nicht immer der gleiche. Meist geht allerdings der neurale Teil dem visceralen etwas voraus, doch ist dies nicht immer der Fall, und bei den Amphibien z. B. treten die visceralen Teile etwas vor den neuralen auf. Innerhalb des neuralen Abschnittes selbst erfolgt die Differenzierung gewöhnlich von hinten nach vorn, doch auch dies erleidet Ausnahmen, und auch hier wieder bieten die Amphibien Beispiele des Gegenteils.

Auf diese Verschiedenheiten hat Stöhr (1882) aufmerksam gemacht und daraus mit Recht den Schluß gezogen, daß die Zeit des ontogenetischen Auftretens der einzelnen Skelettabschnitte nicht zur Beurteilung ihres phyletischen Alters geeignet ist. In manchen Fällen läßt sich ein Verständnis für gewisse Besonderheiten in der chronologischen Reihenfolge der Entwickelung der Skelettteile gewinnen, so kann das verfrühte Auftreten des Visceralskelettes bei den Amphibien auf das frühzeitige freie Larvenleben dieser Tiere bezogen werden, ebenso das späte Auftreten der Nasenkapsel: auch das Geruchsorgan kommt spät zur vollen Ausbildung, da es erst für das Luftleben bestimmt ist.

Da vielfach an manchen Stellen des Primordialcraniums schon wieder die Verknöcherung und damit die Zerstörung des Knorpels beginnt, während an anderen Stellen das Höhestadium der Entwickelung noch nicht erreicht ist, so läßt sich ein Stadium, in dem das gesamte Knorpelcranium vollentwickelt vorhanden wäre, oft nicht finden; in anderen Fällen liegen die Dinge günstiger, und es besteht ein Stadium optimum des Knorpelcraniums, an das sich später nur an einigen Stellen noch weniger bedeutungsvolle Fortbildungen anschließen.

Histologische Differenzierung der Teile des Knorpelschädels. Die Art, wie die Teile des primordialen Knorpelschädels innerhalb der oben erwähnten Mesenchymmassen auftreten, ist noch erst recht mangelhaft bekannt, so daß allgemeingiltige Angaben kaum und nur mit Vorbehalt gemacht werden können. Meist, doch nicht immer,

ist es möglich, die Anlagen der Teile des Chondrocraniums schon vor der Knorpelbildung zu erkennen, in Form von Gewebsverdichtungen, die als prochondrale (vorknorpelige) Anlagen (auch: Chondroblastem) bezeichnet werden. Manche dieser prochondralen Massen dokumentieren eine größere Selbständigkeit, die Verdichtung erfolgt von einem besonders Vorknorpelkern aus, und die Anlage setzt sich mehr oder minder deutlich gegen andere ab. In anderen Fällen sind solche vorknorpelige Centrierungen nicht nachweisbar, und die Gewebsverdichtung erstreckt sich gleichmäßig über ausgedehntere Gebiete. Es können auch vorknorpelige Anlagen, die anfangs getrennt auftreten, so miteinander verschmelzen, daß die Grenze zunächst verschwindet.

Aehnlich wechselnd liegen die Verhältnisse bei der Ueberführung der vorknorpeligen Anlagen in Knorpel. Auch die Verknorpelung erfolgt manchmal von deutlich bestimmbaren Knorpelkernen aus, und für einige Fälle ist sogar nachgewiesen, daß ein Knorpelkern an der gleichen Stelle auftritt, wo ein Vorknorpelkern lag. In anderen Fällen ist aber ein solches bestimmt lokalisierbares Centrum der Verknorpelung nicht nachweisbar, und ausgedehntere Gewebspartieen verknorpeln gleichzeitig „wie aus einem Gusse“. Durch den Verknorpelungsprozeß können einerseits Teile, die als vorknorpelige Massen getrennt waren, vereinigt werden, so daß nach der Verknorpelung die ursprüngliche Trennung nicht mehr erkennbar ist, andererseits können aber auch in Gewebsmassen, die vor der Verknorpelung einheitlich erschienen, mehrere Knorpelkerne auftreten, und somit eine Zerlegung der vorher einheitlichen Masse erfolgen. Dabei kann es sich um eine „Wiederzerlegung“ handeln, in Fällen, wo die betreffende einheitliche Masse vorher aus Verschmelzung mehrerer entstanden war.

Gelegentlich kommt es aber auch vor, daß Knorpel gebildet wird an einer Stelle, wo vorher eine dichtere Gruppierung der Zellen nicht beobachtet wird.

Vielfach wird von einem häutigen Primordialcranium gesprochen, welches das erste Stadium des Schädels repräsentieren soll. Unter dem „häutigen Primordialcranium“ werden aber zweierlei verschiedene Dinge verstanden: 1) entweder die gesamte Mesenchymmasse, die vor dem Auftreten von Hartgebilden das Gehirn und die Sinnesorgane umgiebt und bis an das Ektoderm der Körperoberfläche reicht, oder 2) eine zusammenhängende häutige Hülle, die sich aus jener Mesenchymmasse sondert und aus deren Verknorpelung das knorpelige Primordialcranium hervorgehen soll. — In der ersten Bedeutung ist der Ausdruck „häutiges Primordialcranium“ nichtssagend und irreführend, da aus jener einheitlichen Mesenchymmasse ja auch die Gehirnhüllen, die Haut und andere Teile, die nichts mit dem Cranium zu thun haben, entstehen. Faßt man den Ausdruck aber in dem zweiten Sinne, so ist zu bemerken, daß ein solches häutiges Primordialcranium als gegen die Umgebung abgrenzbare zusammenhängende Schicht gar nicht überall zur Ausbildung gelangt, und daß, wo sie besteht, ihre Bezeichnung als „Primordialcranium“ darum nicht sehr zweckmäßig ist, weil aus ihr nicht in ganzer Ausdehnung Knorpelteile hervorgehen. Immerhin mag er in dem letzteren Sinne beibehalten werden. Im übrigen mangeln vergleichende Untersuchungen über die ersten Differenzierungen der Knorpelteile am Kopfe, namentlich mit Berücksichtigung der Differenzierung der Gehirnhüllen, noch sehr, und damit fehlt die Möglichkeit, jetzt schon allgemeingiltige Uebersichten zu geben.

Die verschiedenen Stadien, die ein Knorpelteil des Schädels durchläuft, wurden 1881 von Stöhr für die Amphibien beschrieben. Seitdem sind von anderen Autoren auch an einigen anderen Objekten die Vorgänge der Knorpelbildung verfolgt, ohne daß eine Einigung bezüglich dessen, was man als „Anlage“, „Vorknorpel“, „Jungknorpel“ zu bezeichnen habe, erzielt wäre. Auch in dieser Hinsicht wird erst

durch ausgedehntere Untersuchungen die Möglichkeit zur Aufstellung einer allgemeingültigen Norm zu erwarten sein.

Jedenfalls sind, dem oben Gesagten zufolge, die Erscheinungen bei dem Auftreten der knorpeligen Skelettteile sehr mannigfaltig, und daraus ergiebt sich eine große Schwierigkeit bei der Entscheidung der Frage, wie die einzelnen Teile des Craniums bezüglich ihrer Zusammengehörigkeit oder Selbständigkeit, ihrer Einheitlichkeit oder Mehrwertigkeit aufzufassen sind. So viel dürfte jedenfalls feststehen, daß die Vorgänge bei der Verknorpelung zur Entscheidung jener Fragen nicht geeignet und für Vergleiche und phylogenetische Schlüsse nicht verwertbar sind. Es lassen sich Beispiele dafür anführen, daß Knorpelfortsätze, die bei gewissen Formen als richtige Teile eines anderen Stückes auftreten und mit diesem zusammen verknorpeln, bei anderen Formen ganz selbständig verknorpeln und nur noch in sehr jungen Stadien, in der allerersten Anlage, die Zugehörigkeit zu dem früheren Mutterboden erkennen lassen (Proc. ascendens des Palatoquadratums bei Amphibien und Hatteria einerseits und Lacerta andererseits). Daneben fehlt es aber auch nicht an Belegen dafür, daß durch einheitliche Verknorpelung ein Skelettteil entstehen kann, dessen Bildungsmaterial, wie sich aus Vergleichen ergiebt, bei anderen Formen mehrere getrennte Stücke entstehen läßt (so in der Occipitalregion des Schädels). Aber auch für eine richtige Bewertung der sog. vorknorpeligen „Anlagen" fehlt zur Zeit noch das genügende Beobachtungsmaterial. Es ist zudem besonders zu betonen, daß die Vorgänge bei der Entstehung der primordialen Skelettteile sehr anders liegen als etwa bei der von epithelialen Gebilden, die, wie z. B. Drüsen, ganz bestimmt als Produkte eines Epithels, das den Mutterboden abgiebt, bezeichnet werden können, und die nachweislich von einer bestimmten Stelle aus „entstehen". Im Gegensatz hierzu handelt es sich bei den Skelettteilen um eine an Ort und Stelle erfolgende Umwandlung bestimmter Gewebspartieen, die erst von einem bestimmten Augenblick an gegenüber der Umgebung unterscheidbar werden. Dadurch wird der Begriff der „Anlage" für die primordialen Skelettteile ein sehr unbestimmter: praktisch können wir ja von dem „Auftreten einer Anlage" erst in dem Augenblicke reden, wo dieselbe durch die bisher gebräuchlichen Methoden für unser Auge sichtbar wird; was für Verlagerungen die betreffenden Zellen aber durchmachten, solange sie für unsere bisherigen Methoden noch indifferent erschienen, ist erst in wenigen Fällen festzustellen versucht worden, und jedenfalls immer sehr schwer zu ermitteln. Daß aber thatsächlich die „Anlagen" zu dem Chondrocranium viel früher lokal ausgeteilt sind, als sie für uns als solche sich bemerkbar machen, hat BORN (1897) durch Zerschneidungsversuche an Amphibienlarven bewiesen. BORN hat zugleich gezeigt, daß auch die Anlagen ganz kleiner und unbedeutender Abschnitte des Primordialcraniums bei weitestgehendem Verluste der anschließenden Teile — und zwar nicht bloß derer, die nach vorn, sondern auch derer, die nach hinten gelegen sind — einer selbständigen Differenzierung fähig sind und zur Bethätigung ihrer chondroblastischen Tendenzen den normalen Zusammenhang mit den übrigen Teilen der „Anlage" nicht nötig haben.

Aus diesen Beobachtungen und Ueberlegungen folgt jedenfalls, daß bei der Deutung einzelner ontogenetischer, die Entwickelung des Primordialschädels betreffender Befunde große Vorsicht geboten ist. Es ergiebt sich zugleich die Notwendigkeit, die individuelle Bildungsgeschichte einzelner Primordialkranien von den ersten Stadien an bei zahlreichen Formen systematisch zu erforschen und die Ergebnisse der Einzelforschungen unter Abwägung aller in Betracht kommenden Möglichkeiten zu vergleichen. Im Augenblick ist dazu erst ein Anfang gemacht.

2. Das neurale Primordialcranium.

Der neurale Abschnitt des Primordialcraniums stellt in seiner Vollendung ein in sich zusammenhängendes knorpeliges Ganzes dar, an dem eine Gliederung in einzelne Abschnitte, die etwa Wirbeln entsprechen könnten, nicht vorhanden ist, und höchstens kleinere Stücke in loserer Verbindung mit dem übrigen Gerüst sich finden. Eine Gliederung des gesamten Kopfskelettes in einzelne knorpelige Wirbel ist überhaupt zu keiner Zeit der ontogenetischen Entstehung vorhanden: die Entwickelung des Neurocraniums schlägt also frühzeitig einen anderen Gang ein als die der Wirbelsäule. Indessen entsteht es auch nicht auf einmal, „wie aus einem Gusse", und auch nicht so, daß etwa an einem Punkte die Verknorpelung anfinge und von hier aus nach allen Seiten gleichzeitig fortschritte, sondern es bilden sich

(meistens wenigstens) zuerst unabhängig voneinander verschiedene selbständige Stücke, die auch successive sichtbar werden und erst später untereinander verschmelzen. Die Entstehung des Knorpelcraniums ist somit eine diskontinuierliche, und auch zeitlich erstreckt sich seine Ausbildung über einen gewissen, bei den einzelnen Wirbeltieren allerdings sehr verschieden langen Zeitraum, so daß erst ein einfacheres Gerüst zu stande kommt, das dann nachträglich eine immer weiter gehende Vervollkommnung erfährt. An dem ausgebildeten neuralen Cranium ist demnach nur eine Einteilung nach Regionen (Gegenbaur 1872) durchführbar, deren Grenzen aber bei der Einheitlichkeit des ganzen Gerüstes keine ganz scharfen sein können. Man unterscheidet den hinteren Abschnitt, der in seiner Basis die Chorda dorsalis einschließt, als den chordalen und den davor gelegenen, in den sich die Chorda nicht mehr erstreckt, als den prächordalen Teil des Schädels (Kölliker). Durch die Beziehungen zu den Sinnesorganen werden an jedem der beiden Abschnitte noch weitere Einteilungen möglich: am chordalen Abschnitt lassen sich bei den Gnathostomen eine Hinterhaupts- und eine Labyrinthregion (Regio occipitalis und Regio otica) unterscheiden, von denen die Labyrinthregion in ihren Seitenteilen die Labyrinthorgane eingelagert enthält, während die Occipitalregion die Verbindung mit der Wirbelsäule vermittelt. Den Cyclostomen fehlt die Occipitalregion, und das Cranium schließt mit der Labyrinthregion ab. Am prächordalen Schädelabschnitt werden eine Regio orbito-temporalis und eine Regio ethmoidalis durch die Beziehungen zu dem Auge und den Kiefermuskeln, sowie zum Geruchsorgan unterscheidbar. Die Ethmoidalregion ist zudem dadurch charakterisiert, daß sich in sie hinein die Schädelhöhle nicht fortsetzt; diese hört schon in der Orbito-temporalregion auf. Daraus ergiebt sich eine weitere Einteilung: die drei hinteren Regionen bilden die Pars cerebralis des neuralen Craniums (Cranium cerebrale), der die Pars ethmoidalis als besonderer Vorbau gegenübersteht.

Die Gegenbaur'sche Bezeichnung Regio orbitalis wird zweckmäßigerweise in R. orbito-temporalis erweitert, da die fragliche Gegend bei den meisten Wirbeltieren mit ihrem hinteren Abschnitt die oft sehr ausgedehnte Schläfengrube bildet, und andererseits die „Orbita" nicht an die „Orbitalregion" des Primordialcraniums gebunden ist, wie vor allem die Primaten zeigen. Die Bezeichnung Sphenoidalregion, die ebenfalls für die Orbito-temporalgegend gebraucht wird, ist besser zu vermeiden, weil sie zu dem Irrtum Veranlassung geben kann und gegeben hat, daß die Grenzen der Region mit den Grenzen des knöchernen Keilbeins (wo ein solches zur Ausbildung kommt) zusammenfallen. Das ist nicht richtig.

Daß es am Kopfe nicht zur Zerlegung des Achsenskelettes in eine Anzahl von Wirbeln kommt, wird verständlich durch die besonderen Aufgaben, die dem Kopfskelett im Gegensatz zum Rumpfskelett zukommen. Während das Rumpfskelett eine wichtige Rolle bei der Lokomotion spielt, bei manchen Wirbeltieren (namentlich den im Wasser lebenden, sowie den extremitätenlosen Formen der höheren Klassen) sogar das wichtigste oder gar einzige Lokomotionsorgan darstellt, hat das Kopfskelett in erster Linie die Aufgabe, dem Gehirn und den Hauptsinnesorganen Schutz zu verleihen, eine Aufgabe, die durch eine einheitliche Kapsel besser erreicht wird als durch ein gegliedertes Rohr. Dem Zustand des Skelettes entspricht der Zustand der Muskulatur: die Muskelmassen, die aus den vordersten Partieen des dorsalen Mesoderms entstehen, treten in den Dienst des Auges. Als weitere Gesichtspunkte, die für das Verständnis des Ausbleibens einer Wirbelgliederung herangezogen werden können, wäre die Lage des Kopfes am vorderen Körperende (Wasserbrecher!), sowie der Umstand zu nennen, daß die Muskeln der ventralen Skelettteile (Kiefer- und Kiemenskelett) fester Ursprungspunkte bedürfen, die ihnen von einer ungegliederten Schädelkapsel besser geboten werden als von einer segmentierten. Ob früher einmal eine wirbelähnliche Gliederung im Gebiet des Kopfskelettes bestand, ist später zu

erörtern, ebenso wie die Frage, welche Bedeutung den einzelnen Knorpelpartieen zukommt, die bei der Entstehung des Neurocraniums als mehr selbständige Stücke zu beobachten sind.

Bei allen Wirbeltieren entstehen als Grundlage der Schädelbasis im chordalen Schädelabschnitt die Parachordalia, seitlich von dem Kopfteil der Chorda gelegene Knorpelmassen, die meist früher oder später sich auch dorsal oder ventral von der Chorda vereinigen und so die Basalplatte bilden. Gewöhnlich sind sie schon vor der Verknorpelung als verdichtete Gewebsmassen erkennbar. Manchmal erscheint die Basalplatte auch schon bei ihrer ersten (vorknorpeligen) Anlage einheitlich, so daß getrennte symmetrische Parachordalia nicht zur Entwickelung kommen. Die Parachordalia gehen anfangs häufig ohne Grenze in die parachordalen Massen des Rumpfes über, d. h. die Grenze des Schädels und der Wirbelsäule bildet sich in manchen Fällen erst spät aus. Nach vorn reichen sie im allgemeinen bis an die Spitze der Chorda dorsalis.

Die Chorda erstreckt sich anfangs nach vorn bis an die Rathkesche Tasche und endet hier über dem oberen Rande der primären Rachenhaut. Wo sich eine starke Kopfbeuge (Mittelhirnbeuge) ausbildet, wird das vordere Ende der Chorda ventralwärts umgebogen (Chordakrücke, Rabl-Rückhardt). Später, nachdem die Chorda in die Basalplatte eingeschlossen worden ist, geht sie in dieser meist zu Grunde. Bei Cyclostomen und Dipnoern bleibt sie unverändert, bei manchen Haien in Resten erhalten; bei manchen Amphibien werden Teile der Kopfchorda, nachdem sie vorher verknorpelten, zum Aufbau der Basalplatte verwendet. Bei den Formen mit starker Mittelhirnbeuge findet sich anfangs in dem Zwischenraum, der an der Gehirnbasis zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterhirn besteht, eine Gewebsmasse, die von Rathke den Namen mittlerer Schädelbalken (vorderer Schädelbalken, Kölliker; primitive Sattellehne Autt.) erhalten hat (Fig. 333). Da dieses Gewebe jedoch höchstens aus seinem basalen Abschnitt den als definitive Sattellehne bezeichneten vorderen Randteil der Basalplatte entstehen läßt, in der Hauptsache aber atrophiert und nur als eine Gefäße einschließende Pialamelle bestehen bleibt (es stellt überhaupt nur einen Teil der zwischen der Schädelbasis und dem Gehirn gelegenen, hauptsächlich für die Gehirnhüllen Verwendung findenden Gewebsschicht dar), so ist die Bezeichnung Schädelbalken unzweckmäßig, wie schon oft hervorgehoben wurde. Ich schlage dafür Mittelhirnpolster vor. Bei den Säugern findet sich auch ein Nachhirnpolster (hinterer Schädelbalken, Kölliker).

Bei allen gnathostomen Wirbeltieren sind an dem Parachordale jeder Seite zwei Abschnitte zu unterscheiden, ein hinterer, Pars occipitalis, und ein vorderer, Pars otica. Der wichtige Gegensatz zwischen beiden liegt darin, daß an der P. occipitalis eine metamere Gliederung wenigstens angedeutet ist, so daß dieser Teil eine unverkennbare Aehnlichkeit mit dem Rumpfskelett zeigt. Die vordere Grenze dieses Abschnittes wird gebildet durch den Austritt des N. vagus. Bis hierher reicht stets die Reihe der Ursegmente des Mesoderms, die seitlich von der Chorda dorsalis gelagert sind, und bis hierher sind auch metamer angeordnete Nerven vom Typus der spinalen Nerven zu verfolgen. Dem entspricht denn auch bis zu einem gewissen Grade die Anlage des Skelettes. Unmittelbar neben der Chorda pflegt zwar meist eine Gliederung der sich verdichtenden

Zellmasse nicht sichtbar zu sein: hier erfolgt eine einheitliche Verdichtung des Zellmaterials. Weiter lateral-dorsal aber wird durch die die Medulla verlassenden Nerven eine Gliederung der Skelettanlage bedingt. Zwischen je zwei hintereinander folgenden Nervenwurzeln schreitet die Verdichtung des Zellmaterials peripherwärts vor und bildet so wirbelbogenähnliche Fortsätze (Occipitalbogen). Die Vergleichbarkeit dieser die Nerven trennenden Streifen mit Wirbelbogen wird noch erhöht dadurch, daß an sie sich die Myocommata (Septa intermuscularia) ansetzen, die lateralwärts als trennende Scheidewände zwischen den Muskelplattten des Kopfes ausgespannt sind. So äußert sich hier in der hinteren Kopfregion eine durch Nerven und Muskelanlagen bedingte Gliederung des Skelettes. Die direkt der Chorda anliegenden oder sie cirkulär umgebenden Zellmassen lassen, wie gesagt, eine Gliederung, die etwa den Wirbelkörpern entsprechen könnte, nicht erkennen.

Die Andeutung einer Segmentierung des hinteren Schädelabschnittes wird mit dem Auftreten der Verknorpelung noch mehr verwischt. Der Verknorpelungsprozeß ergreift die ganze Anlage der Pars occipitalis, ohne daß dabei besondere Zentrierungen, die den Wirbelkörpern oder Wirbelbogen entsprechen könnten, sichtbar werden. Ueber den Nervenwurzeln fließen die Knorpelmassen zusammen und bilden den aufsteigenden lateralen Teil der Regio occipitalis (Occipitalpfeiler Pila occipitalis), der sich dorsalwärts meist beträchtlich verjüngt, und dessen oberes Ende später mit der davor entstandenen Ohrkapsel verschmilzt. Auch eine dorsale Vereinigung der beiderseitigen kann zu stande kommen. Die umschlossenen Nerven (Nn. spino-occipitales Fürbringer) durchsetzen alsdann (durch For. spino-occipitalia) die Occipitalregion, deren vordere Grenze durch die Austrittsstelle des N. vagus bezeichnet wird, d. h. durch die gewöhnlich als For. jugulare benannte Oeffnung, die durch Verbindung des oberen Endes der Occipitalregion mit der Ohrkapsel zu stande kommt.

In der soeben geschilderten Weise vollzieht sich im allgemeinen die Entstehung des occipitalen Schädelabschnittes der gnathostomen Wirbeltiere, der somit überall eine sehr ähnliche Form erhält, die zweier (symmetrischer) dorsalwärts sich verjüngender Bogen, deren basale verbreiterte Partieen dem lateralen Umfang der Chorda dorsalis ansitzen. Gleicht er nun hierin auch einem Wirbelbogen, so ist er doch nicht ohne weiteres einem solchen zu identifizieren; vielmehr stellt er bei den einzelnen Wirbeltieren eine quantitativ verschiedenwertige Bildung dar. Das Skelettmaterial, dem er seine Entstehung verdankt, wird von einer verschieden großen Anzahl von Ursegmenten geliefert, und es setzt dementsprechend auch eine verschiedene Anzahl von intermuskulären Septen an ihm an, wie auch die Zahl der ihn durchbohrenden spinalartigen Hirnnerven bei den einzelnen Wirbeltieren eine verschiedene ist. So erweist er sich als das Verschmelzungsprodukt einer verschieden großen Anzahl von ehedem freien spinalen Skelettsegmenten. Wenn die letzteren mit Recht als Occipitalbogen bezeichnet werden, so ist für das gesamte Skelettstück ein besonderer Name nötig, und als solchen schlage ich Occipitalpfeiler vor. Für den basalen Teil den Stöhr'schen Namen Occipitalplatte beizubehalten, scheint mir zweckmäßig, weil vieles dafür spricht, daß sich an seiner Zusammensetzung basale Reste spinaler Skelettelemente beteiligen können, deren aufsteigende Teile ganz verkümmert sind. — Durch die metamere Entstehung nimmt die Occipitalregion eine Sonderstellung gegenüber den übrigen Abschnitten des Craniums ein.

Bei den Cyclostomen fehlt eine Occipitalregion des Craniums, und hinter der Ohrkapsel beginnt die Reihe der Wirbelbogen. Daraus darf gefolgert werden, daß die Occipitalregion der Gnathostomen aus einer Anzahl früher freier spinaler Skelettelemente, wie sie bei Cyclostomen noch bestehen, hervorgegangen ist. In den Andeutungen einer Metamerie in der Occipitalregion kommt das auch bei der Ontogenese der Gnathostomenkranien noch zum Ausdruck. Auf die daraus sich ergebenden

Konsequenzen wird in einem besonderen Abschnitt über die Stellung des Kopfskelettes zum Rumpfskelett eingegangen werden.

Wie bemerkt, ist auch bei den Gnathostomen die Zahl der Segmente, die bei der Entwickelung der Occipitalregion noch erkennbar sind, nicht gleich. Als Regel gilt dabei, daß die Erkennbarkeit, d. h. die Wirbelähnlichkeit, von hinten nach vorn abnimmt, so daß also das am meisten kaudal gelegene Segment am deutlichsten Wirbelcharakter besitzt, während in dem davor gelegenen Gebiet bis in die Vagusgegend die Segmentierung undeutlich wird und oft nur aus dem Verhalten der Nerven und Muskelsegmente erschlossen werden kann. Dies im Zusammenhang mit der großen Verschiedenheit der wirklich erkennbaren occipitalen Segmente, auch bei sehr nahestehenden Formen, rechtfertigt die Vermutung, daß auf der Grenze zwischen der Occipital- und Labyrinthregion ein Ausfall von Segmenten stattfinden kann und thatsächlich erfolgt ist (Fürbringer). Dadurch allein kann aber die Verschiedenheit in der Zahl der nachweisbaren occipitalen Skelettsegmente nicht erklärt werden; vielmehr sprechen Argumente, die namentlich dem Verhalten der Nerven entnommen sind, dafür, daß die Occipitalregion der Gnathostomen thatsächlich eine verschiedene Wertigkeit besitzt, daß bei manchen Formen die Cranio-vertebralgrenze weiter kaudal liegt als bei anderen; daß z. B. der hinterste Teil des Amniotencraniums den 3 ersten freien Wirbeln der Amphibien entspricht. Demnach liegt die Grenze des Amphibien- und Amniotencraniums nicht an gleicher Stelle; 3 bei den Amphibien noch freie Wirbel haben sich bei den Amnioten dem Cranium assimiliert. Genauer wird hierauf noch zurückzukommen sein.

Die Pars otica des Parachordale läßt eine solche Segmentierung, wie sie die Pars occipitalis zeigt, nicht erkennen. Wohl aber macht sich bei einigen Formen in ihr noch eine Teilung in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt bemerkbar (Cyclostomen, Amphibien, Teleostier). Welche Bedeutung diesen zukommt, läßt sich im Augenblick noch nicht sagen.

Die beiden Abschnitte wurden zuerst von Stöhr für die Amphibienkranien beschrieben und als Balkenplatte (der vordere) und mesotischer Knorpel (der hintere) beschrieben. Der mesotische Knorpel Stöhr's ist also nur ein Teil der gesamten Pars otica des Parachordale, und ich halte es nicht für zweckmäßig, wenn Sewertzoff (1899) den von Stöhr gebildeten und bestimmt definierten Ausdruck „mesotischer Knorpel“ auf den ganzen präoccipitalen Teil des Parachordale bis zur Chordaspitze überträgt. Im Augenblick wenigstens, wo die Dinge noch so unklar liegen, sind solche Rückungen an den Definitionen bedenklich.

Im Bereich der Labyrinthregion tritt der N. acusticus aus dem Schädelraum in die Ohrkapsel, und außerdem verlassen hier gewöhnlich der N. glossopharyngeus, N. facialis und N. abducens das Cavum cranii, um nach außen zu treten. Doch zeigen die letztgenannten Nerven manche Varianten bei den verschiedenen Formen, so können sie selbständig verlaufen oder sich anderen Nerven anschließen: der Glossopharyngeus dem Vagus, der Facialis und Abducens dem Trigeminus, der Facialis auch dem Acusticus. Diese letztere Vereinigung ist wohl als das Primäre anzusehen, die Trennung des Facialis vom Acusticus als das Sekundäre.

Die Ausbildung der Basalplatte unterliegt vielen Schwankungen und kann in großer Ausdehnung unterdrückt bleiben, wodurch eine verschieden große Fenestra basicranialis posterior zu stande kommt.

Lateral von der Pars otica des Parachordale liegt auf frühen Stadien jederseits die Ohrblase. Das sie umgebende Gewebe verdichtet sich (periotisches Gewebe) und läßt, verknorpelnd, eine Kapsel, die Ohrkapsel, entstehen, die mit dem Parachordale vielfach in Zusammenhang tritt und durch dieses ergänzt wird. Schon vor der Verknorpelung steht das periotische Gewebe meist in Verbindung mit dem parachordalen. Die Verknorpelung der Ohrkapsel erfolgt jedoch gewöhnlich selbständig, und die Verbindung der Knorpel-

kapsel mit der knorpeligen Basalplatte ist ontogenetisch sekundär. Meist erfolgt die Verknorpelung der Kapsel vom lateralen Bogengang aus; die Verknorpelung der medialen Wand, die mehrere Oeffnungen, darunter die für den N. acusticus, umschließt, erfolgt zuletzt und kann ganz unterbleiben (Teleostier). Die Ohrkapsel hat ihre typische Lage zwischen dem Ganglion des Trigeminus und dem des Vagus.

Bei den Amnioten, besonders bei den Säugern, wächst embryonal der Ductus cochlearis von der Basis des häutigen Labyrinthes sehr beträchtlich weit aus und schiebt sich in die lateralen Partieen des parachordalen Gewebes vor. Diese Partieen bilden dann, verknorpelnd, die Pars cochlearis der Ohrkapsel, die nach dieser von mir vertretenen Auffassung somit aus einem Gewebe hervorgeht, das bei den niederen Formen zum lateralen Teil der Basalplatte wird. Der Begriff „Ohrkapsel" drückt somit nur die funktionelle Verwendung, nicht die morphologische Wertigkeit aus und ist morphologisch keine konstante Größe. Auf die Frage nach der ursprünglichen Selbständigkeit der Ohrkapsel komme ich noch zurück.

Bei der Verbindung der Ohrkapsel mit dem Parachordale bleibt bei Teleostiern (Ganoiden?), Amphibien und Amnioten eine basal gelagerte Lücke (Fen. basicapsularis) ausgespart, die sich bei Teleostiern später vollständig schließt, bei Amphibien und Amnioten aber als Fenestra vestibuli (For. ovale) erhalten bleibt und nur durch die Fußplatte eines selbständigen Skelettelementes, der Columella auris, verschlossen wird. Die Genese der Columella, des wichtigsten Skelettelementes des schallleitenden Apparates, ist vielfach studiert, ohne daß bisher ein abschließendes Urteil darüber möglich wäre. Bald erscheint sie als ein von der Ohrkapsel auswachsender Teil, bald als ein Derivat des Zungenbeinbogens, bald als ein Compositum aus labyrinthärem und hyalem Material. Specielles kommt später zur Sprache.

Die wichtige Thatsache, daß auch in der Ontogenese der Teleostier eine Bildung bemerkbar ist, die mit der Fenestra vestibuli verglichen werden kann, wurde von Parker festgestellt und von Stöhr bestätigt; sie verdiente, weiter verfolgt zu werden. Bezüglich der Nomenklatur der Columella möchte ich vorschlagen, die Bezeichnung Columella auris durchaus nur als physiologischen, nicht aber als morphologischen Begriff zu verwenden, da, wie sich noch zeigen wird, die Columella der Amphibien wahrscheinlich gar nicht komplett homolog der der Sauropsiden ist. Dementsprechend subsummiere ich auch das einfache Operculum mancher Urodelen unter den Begriff Columella und bezeichne andererseits auch das ganze Gehörknöchelchen der Reptilien mit demselben Namen. Die einzelnen Teile sind dann mit besonderen Bezeichnungen zu belegen.

Wie im chordalen Schädelabschnitt, so entstehen auch im prächordalen zuerst die basalen Teile, und zwar ebenfalls in Form von 2 Knorpelspangen, den Schädelbalken (Rathke 1838), Trabeculae baseos cranii, die mit ihren hinteren Enden zu beiden Seiten der Hypophysis cerebri liegen und von hier aus nach vorn ziehen. Sie bilden sich entweder unabhängig von den Parachordalia und setzen sich erst sekundär mit diesen in Verbindung, oder sie entstehen von vornherein in Zusammenhang mit ihnen.

Die Trabekel bilden sich an der Basis des Vorderhirns, und demzufolge ist ihre Lage von dem des letzteren abhängig. Liegt zur Zeit der Trabekelentstehung das Prosencephalon in einer annähernd geraden Linie mit der Medulla oblongata, so liegen auch die Trabekel von vornherein horizontal, in gleicher Richtung wie die Parachordalia. Dies ist namentlich der Fall, wenn eine Mittelhirnbeuge fehlt oder nur schwach entwickelt ist; doch kann, worauf Sewertzoff aufmerksam macht, auch bei stark entwickelter Mittelhirnbeuge durch eine gleichzeitig vorhandene Brückenkrümmung das Prosencephalon vor die Medulla oblongata zu liegen kommen, so daß doch die Trabekel von vornherein die Richtung der Parachordalia fortsetzen (Acipenser). Liegt dagegen zur Zeit der Trabekelentwickelung das Prosencephalon ventral von der Medulla oblongata, so bildet auch die Achse der Trabekel mit der

der Parachordalia einen rechten Winkel, die Trabekel stoßen mit ihren kaudalen Enden an die Ventralfläche der Parachordalia und wachsen hier an. Dies ist das Gewöhnliche, wo eine embryonale Mittelhirnbeuge vorhanden ist (Selachier, alle Amnioten). Die Art, wie jene anfängliche Winkelstellung der Trabekel später ausgeglichen wird, und das Maß, in dem dies geschieht, ist bei den einzelnen Formen verschieden.

Noch in einem anderen Punkte bietet das Verhältnis der Trabekel zu den Parachordalia bei den verschiedenen Wirbeltierformen Verschiedenheiten dar. Meist (Selachier, Ganoiden, Teleostier, Vögel) sind die Trabeculae anfangs, auch noch als Knorpelstücke, selbständig gegenüber den Parachordalia; bei den Urodelen besitzen sie diese Selbständigkeit wenigstens im vorknorpeligen Stadium, verschmelzen aber dann bald mit dem vordersten, von Stöhr als Balkenplatte bezeichneten Abschnitt des Parachordale; bei den Anuren endlich erfolgt (Stöhr) schon die Anlage der Balkenplatte in direktem Anschluß an den Balken und somit von vornherein im Zusammenhang mit diesem. Vielleicht stehen auch diese — in erster Linie zeitlichen — Differenzen im Zusammenhang mit dem Vorhandensein oder Fehlen einer Kopfbeuge zur Zeit der Trabekelentwickelung.

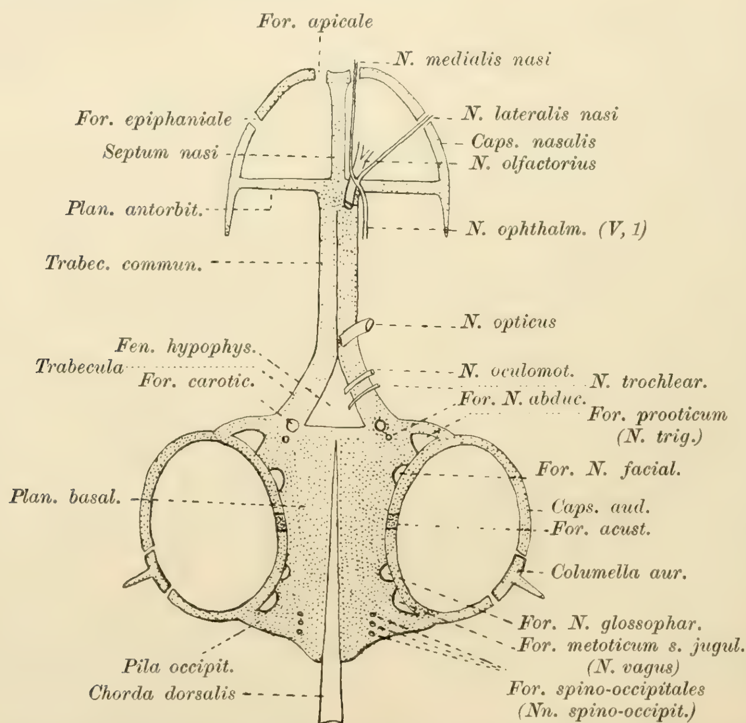


Fig. 324. Schematischer Grundriß eines tropibasischen Primordialcraniums. Zu Grunde gelegt sind die Verhältnisse bei den Sauropsiden. Topographie der wichtigsten Foramina des Knorpelschädels.

Die Trabekel ziehen anfangs etwa parallel nach vorn und enden im Gebiet der Nasensäcke, manchmal mit nach außen umgebogenen Enden am Boden derselben (Trabekelhörner Rathke, Cornua trabecularum). Dieser Parallelismus der Trabekel kann erhalten bleiben; es bildet sich dann der Schädeltypus, den ich als plattbasisch (platybasisch) bezeichnet habe, weil bei ihm die Schädelbasis in der ganzen Orbito-temporalregion in gleichmäßiger Flucht nach vorn zieht (viele Selachier, alle Amphibien). Das Schädelcavum dehnt sich

alsdann bis an die Ethmoidalregion in ziemlich gleich bleibender Weite aus. Im anderen Falle aber werden die Trabekel vor der Hypophysis durch die Augen gewissermaßen zusammengeschoben, legen sich in der Mittellinie aneinander und verschmelzen sogar gewöhnlich zu einer Trabecula communis (Fig. 325). In diesem zweiten Falle entsteht über diesem unpaaren medianen Balken, resp. über den beiden dicht nebeneinander liegenden Abschnitteln der Trabekel zwischen den Augen eine mehr oder minder ausgebildete mediane Scheidewand, das Septum interorbitale, das den kielbasischen (tropibasischen) Schädeltypus charakterisiert (manche Selachier, Ganoiden, Teleostier, Amnioten). Die ganze Orbito-temporalregion erscheint dann in zwei Abschnitte zerlegt, einen hinteren, in dem die Schädelhöhle weit ist, und einen vorderen, in dem sie auf die Höhe des (wie ein Kiel untergeschobenen) Septums emporgehoben und zugleich auf einen engen Kanal für die lang ausgezogenen Lobi olfactorii reduziert ist. In Fällen excessiver Ausbildung des Septums (Teleostier, Vögel) hört die Schädelhöhle schon in der Mitte der Orbito-temporalgegend auf, so daß die Nn. olfactorii eine Strecke weit frei durch die Orbita verlaufen müssen.

Die Trabekel bilden nur die erste Skelettgrundlage der Orbitotemporalregion; eine Vervollkommnung erfährt letztere durch die Ausbildung eines Bodens, Daches und zweier Seitenwände. Dies erfolgt jedoch in sehr verschiedenem Umfange, und vielfach bleiben in diesen Gebieten weite Lücken des Primordialcraniums bestehen. Die Bildung des Bodens und der Seitenwände kann wenigstens teilweise im Anschluß an die Trabekel erfolgen (ohne daß es deshalb statthaft wäre, von einem wirklichen „Auswachsen“ der Trabekel zu sprechen), vielfach vollzieht sich aber auch die Bildung der fraglichen Partieen selbständig, ohne Zusammenhang mit den Trabekeln. Speciell die obere Randpartie der Seitenwand zeigt häufig eine Selbständigkeit bei ihrer Entstehung, doch gilt das Gleiche auch für Partieen des Bodens und des Daches. Die Knorpelteile der Seitenwand umgeben meist in weiterem oder näherem Umfang die Nn. opticus, oculomotorius und trochlearis, während durch Verbindung des hinteren Randes der Seitenwand mit der Ohrkapsel ein großes Foramen prooticum zu stande kommt, durch das der N. trigeminus den Schädelraum verläßt.

Am Boden besteht zwischen den beiden Trabekeln anfangs eine weite Lücke (Fenestra basicranialis anterior), durch deren hinteren Teil der Hypophysengang hindurchtritt. Bei tropibasischen Schädeln wird sie durch Aneinanderlegung der vorderen Trabekelhälften auf die kleine Fenestra hypophyseos reduziert. Nach Abschnürung des Hypophysenganges kann die Lücke gänzlich verschlossen werden oder erhalten bleiben. Auch Zusammenfluß der Fen. basicran. ant. mit der Fen. basicran. post. kommt vor.

An der vorderen Grenze der Orbito-temporalregion erreicht gewöhnlich das Cavum cranii sein Ende und steht hier durch die Foramina olfactoria, die den Riechnerven zum Durchtritt dienen, mit den Nasengruben in Verbindung.

Die Art des vorderen Abschlusses der Orbito-temporalregion ist bei den einzelnen Formen außerordentlich verschieden, vor allem abhängig von dem platy- oder tropibasischen Charakter der Region. Bei starker Ausbildung des Septum interorbitale, verbunden mit Reduktion des Primordialcraniums in dieser Gegend, kommt es sogar, wie gesagt, vor (manche Teleostier, Vögel), daß die Schädelhöhle schon in einiger Entfernung hinter der Ethmoidalregion ihr vorderes Ende findet, und die

Nn. olfactorii in die Augenhöhle eintreten, frei durch diese hindurch verlaufen und dann erst in die Geruchsgruben eindringen. Dann sind ein For. olfactorium evehens und ein For. olf. advehens zu unterscheiden.

Den vordersten Teil des Primordialcraniums bildet die Ethmoidalregion, die bei den Cyclostomen das unpaare Geruchsorgan, bei den Gnathostomen die beiden Geruchssäcke umschließt und in Anpassung an die Ausbildung des Organs, ferner, von den Amphibien an, an specielle Erfordernisse der Luftatmung, endlich auch als Widerlager des vordersten Teiles des Kieferapparates, die mannigfaltigsten Gestaltungen und Einrichtungen darbieten kann. Den Verschiedenheiten der ausgebildeten Zustände (als in die Augen springendste sind zu nennen: unpaare Nasenkapsel bei Cyclostomen, paarige oder in der Mitte geteilte bei Gnathostomen; ventrale Mündung der blinden Geruchsgruben bei Selachiern, dorsale Mündung bei Ganoiden und Teleostiern; doppelte Mündungen bei Dipnoern, Amphibien und Amnioten) entsprechen Verschiedenheiten der Entwickelungsvorgänge, so daß einheitliche, für alle Wirbeltiere giltige Momente bisher kaum anzugeben sind, auch die Nomenklatur vorläufig noch am besten speciellen Charakter beibehält. Höchstens kann man als allgemeingiltig hinstellen, daß die vordersten Enden der Trabekel, die Trabekelhörner, die in verschieden großer Ausdehnung untereinander verwachsen, die erste Grundlage für das Ethmoidalskelett abgeben, und daß dieses durch Verknorpelung des perirhinischen (den Nasensack, resp. die Nasensäcke umgebenden) embryonalen Bindegewebes seine Vervollkommnung erfährt.

Noch zwischen Amphibien und Amnioten, deren Nasenkapseln doch in einem wichtigen Momente, dem Vorhandensein äußerer und innerer Nasenöffnungen, übereinstimmen, bestehen große Unterschiede in der Art, wie die Bildung der Kapseln erfolgt. Das hängt vornehmlich zusammen mit der Bedeutung, die die Trabekel während des Larvenlebens gewinnen, und mit der Differenz, die in dem platybasischen Typus des Amphibien- und dem tropibasischen Typus des Amniotenschädels ausgesprochen ist. Doch auch andere Momente spielen dabei noch eine Rolle. — Die aus der Verschmelzung der vorderen Trabekelabschnitte hervorgehende Platte besitzt von vornherein verschiedene Ausdehnung, und daher rechtfertigen sich verschiedene Namen (Ethmoidalplatte, Internasalplatte, vordere Trabecularplatte). Der Gang, den die Verknorpelung des perirhinischen Gewebes nimmt, ist noch wenig genau verfolgt; Verschiedenheiten kommen mannigfach in Frage: die Verknorpelung erfolgt im Anschluß an die aus der Trabekelverschmelzung hervorgegangene Platte, oder unabhängig von dieser; sie tritt in ausgedehnten Partieen gleichzeitig oder stellenweise mit mehr Selbständigkeit auf.

Da es sich hier wie überall bei der Entstehung des Knorpelskelettes um lokale Differenzierung eines schon an Ort und Stelle befindlichen Gewebes handelt, so verlieren diese Unterschiede ihre prinzipielle Bedeutung; sie sind a priori nicht zu weitgehenden morphologischen Schlüssen, zur Aufstellung selbständiger Elemente oder Charakterisierung anderer Partieen als bloßer „Auswüchse“ verwendbar. Das spiegelt sich schon darin wieder, daß zwischen nahestehenden Formen (Urodelen und Anuren, ja selbst zwischen Rana und Pelobates) recht beträchtliche Unterschiede der genannten Art beobachtet werden.

Für die Betrachtung der Gnathostomenverhältnisse können einfache Zustände, wie sie etwa die Acipenseriden zeigen, zu Grunde gelegt werden (abgesehen von der doppelten Oeffnung!). Hier bildet die ethmoidale Knorpelmasse einen massiven Vorbau vor der Pars cerebralis cranii, in dessen Seitenteile die Nasengruben eingegraben sind. Eine dicke septale Knorpelmasse trennt die beiderseitigen Gruben und bildet mit ihrem hinteren präcerebralen Teil den vorderen Abschluß des Cavum cerebrale cranii. Ein Foramen olfactorium oder richtiger ein kurzer Canalis olfactorius verbindet das Cavum cranii mit der Fossa nasalis jeder Seite. Die seitlichen, antorbitalen Knorpelmassen trennen die Orbitae von den Nasengruben. Vor den Nasengruben springt der Ethmoidalknorpel als Rostrum vor.

Für die hauptsächlichsten Teile des Nasenskelettes der Tetrapoden habe ich im nachfolgenden versucht, eine einheitliche Nomenklatur einzuführen, während bisher

auf diesem Gebiete große Verwirrung herrschte. Ich unterscheide also Dach (Tectum nasi), Seitenwand (Paries n.), Boden (Solum n.), Septum (statt desselben sind nur bei Urodelen entweder in ganzer Ausdehnung oder streckenweise zwei Innenwände, Laminae mediales, vorhanden). Der den vorderen kuppelförmigen Abschluß bildende Knorpel heiße Cart. cupularis, von ihm können Stücke abgegliedert sein als Nasenflügelknorpel, Cart. alares. Die Hinterwand, die das Cavum nasi von der Orbita trennt, wird am besten als Planum antorbitale bezeichnet. Die wichtigsten Lücken im Skelett sind die Fenestra narina (für die Apertura nas. ext., vorn oder vornseitlich gelegen) und die Fen. basalis (für die Choane, an der Basis der Kapsel). Eine vielfach vorhandene Oeffnung in der vorderen Kuppel, für den Austritt des N. medialis nasi (V, 1) bestimmt, nenne ich For. apicale; ein etwa in der Mitte der Seitenwand gelegenes für den Austritt des N. lateralis nasi (V, 1) möge im Gegensatz dazu For. epiphaniale (ἐπιφάνεια, Kegelmantel) heißen. Dabei gehe ich aus von dem Vergleich des ganzen Nasenskelettes mit einem Halbkegel (die Halbierungsebene würde dem Boden der Kapsel entsprechen). Da gewöhnlich der hintere Teil der Kapsel weiter und geräumiger ist als der vordere, somit eine Verjüngung nach vorn statthat, so scheint mir der Vergleich mit einem Halbkegel (dessen Inneres durch das Septum in zwei Teile geteilt wird) besser als der von Spurgat befürwortete mit einer Doppelröhre mit parallel gestellten Läufen, der nur für einige Säuger zutreffend ist. Von allgemeiner verbreiteten Teilen mögen endlich noch die Cartilago paraseptalis (Spurgat) und die Cart. ectochoanalis genannt werden. Weitere Einzelheiten werden im speciellen Teil erwähnt werden. Für den Vergleich der einzelnen Nasenkapselbildungen erweist sich vielfach als vorteilhaft die Unterscheidung von drei Skelettzonen, einer vorderen, mittleren und hinteren, die natürlich nicht scharf gegeneinander abgrenzbar sind. Die mittlere liegt auf der Grenze zwischen dem vorderen schmäleren und dem hinteren weiteren Abschnitt der Nasenkapsel und ist vielfach dadurch ausgezeichnet, daß sich hier ein Bodenabschnitt (Lamina transversalis anterior) findet, der vom ventralen Rande der Seitenwand zu dem des Septums zieht, so daß in dieser Gegend die Nasenhöhle ringförmig von Knorpel umschlossen wird, wodurch dann die Bezeichnung Zona anularis für diese mittlere Skelettzone Berechtigung erhält. Im übrigen ist gerade die Morphologie des Ethmoidalskelettes noch ein vielfach unerforschtes Gebiet.

Vom vorderen Teile des Ethmoidalskelettes springen bei manchen Formen Fortsätze nach vorn vor (Rostrumbildungen der Fische, Pränasalknorpel der Amphibien; auch manche Sauropsiden besitzen Rostra). Sie entstehen im Anschluß an das Ethmoidalskelett; eine zusammenfassende vergleichende Bearbeitung haben sie bisher nicht gefunden.

Cavum cranii. Durch die Occipital-, Labyrinth- und Orbitotemporalregion des Primordialcraniums erstreckt sich das primordiale Cavum cranii, gewöhnlich als einheitlicher Raum, der in der Hauptsache das Gehirn umschließt. Abtrennung eines besonderen Abschnittes von diesem Raum kommt bei Fischen vor (hinterer Augenmuskelkanal); in diesem Falle ist also Cavum cranii nicht identisch mit Cavum cerebrale cranii. Die Wände des Cavum cranii am Primordialschädel sind häufig sehr lückenhaft; sie erfahren eine Ergänzung durch außerhalb des letzteren entstandene Deckknochen. Dabei können die Deckknochen die Lücken des Knorpelschädels so verschließen, daß das Cavum cranii keine weitere Raumvergrößerung erfährt, oder aber es werden dabei Gebiete, die außerhalb des primordialen Craniums lagen, mit zur Bildung des definitiven Schädelraumes verwendet. Bei den Säugern bedingt die starke Volumentfaltung des Gehirns eine entsprechende Vergrößerung der Schädelhöhle, die zu schaffen die ursprünglichen Wände des primordialen Cavum cranii außer stande sind. Unter Reduktion und Verlagerung des letzteren erfolgt die Bildung einer definitiven Schädelhöhle, zu deren Begrenzung Skeletteile (primordiale, wie Deckknochen), die vorher mit der Umwandung des Schädelraumes nichts zu thun hatten, herangezogen werden. Durch derartige Vergrößerungen des Cavum cranii auf

Kosten von Räumen, die ursprünglich außerhalb des primordialen Cavum cranii liegen, erklärt es sich, wenn Nerven, die gewöhnlich außerhalb der Schädelhöhle verlaufen, bei manchen Formen mehr oder minder weit in dieselbe eingeschlossen sind. Das definitive Cavum cranii entspricht also durchaus nicht immer dem primordialen, und auch in der Tierreihe ist der Begriff Cavum cranii keine konstante Größe. — Von dem verschiedenen Abschluß der Schädelhöhle in der Orbito-temporalregion wurde schon gehandelt.

3. Das primordiale Visceralskelett.

Im Gegensatz zu dem neuralen Cranium, das ein zusammenhängendes ungegliedertes Gerüst bildet, ist das primordiale Visceralskelett aus einer Anzahl einzelner, untereinander nur lose verbundener Teile zusammengesetzt. Wie schon bemerkt, werden dieselben als präkraniale (präorale) Skelettteile und als Visceralbogen unterschieden.

Die präkranialen Skelettteile finden sich in der Umgebung der Mundöffnung, und zwar bei Cyclostomen in reicher Entwickelung; bei den Selachiern werden die Lippenknorpel zu ihnen gerechnet, auch bei Teleostiern kommen ähnliche Dinge vor, und endlich sind bei den Larven der Anuren die sog. oberen Lippenknorpel hierher gestellt worden. Genetische Kriterien zur Charakteristik der präkranialen Skelettteile fehlen bisher, und die diesbezüglichen Vergleiche sind noch vielfach unsicher. Unbekannt ist auch, ob sie als selbständige Gebilde aufzufassen sind oder in einem genetischen Verhältnis zum neuralen Cranium oder den Visceralbogen oder beiden stehen.

Gegenbaur deutete (1872) die Lippenknorpel als Rudimente prämandibularer Kiemenbogen, erklärte aber später (1898) diese Ansicht für unbeweisbar und die Lippenknorpel selbst für die Ueberreste eines präoralen Apparates, ähnlich der unten zu erwähnenden Anschauung von Pollard. Balfour vertrat (1881, A. L. II) die Hypothese, daß der Mund bei den Vorfahren der Chordaten mehr oder weniger bestimmt den Charakter eines Saugorgans besaß, und ist daher geneigt, auch die präkranialen Skelettteile als Ueberbleibsel eines primitiven Skelettes anzusehen, welches den Saugmund stützte. Die verschiedenen, meist als Lippenknorpel bezeichneten Skelettstücke wären danach als homologe Bildungen zu betrachten; der Saugmund der Anurenlarven mit seinen Skelettgebilden wäre ebenfalls noch auf jenen primitiven Saugmund zurückzuführen. Ganz im Gegensatz dazu leitet Dohrn den Zustand des Saugmundes bei den Cyclostomen von einem Kiefermund ab; auch Howes (1891) spricht sich gegen Balfour's Vorstellung aus. Pollard sieht die ursprüngliche Bedeutung der präkranialen Skelettteile darin, Tentakel zu stützen, wie sie bei Myxine den Mund umgeben und auch bei manchen Gnathostomen (Siluroiden, Dactylethralarven) vorkommen. Die Tentakel leitet er von den Cirren des Amphioxus ab. In dem Tentakelstützskelett sieht er die ersten Skelettteile des Kopfes, von denen die Bildung des übrigen Craniums ihren Ausgang genommen habe. Im einzelnen enthalten Pollard's Vorstellungen sehr viel unbewiesene und unwahrscheinliche Punkte, so daß auf ihre Wiedergabe verzichtet werden kann. Gegen die Ableitung der Lippenknorpel der Gnathostomen von den Tentakeln der Myxinoiden spricht sich K. Fürbringer aus. Derselbe führt einige Gründe zu Gunsten der alten Gegenbaur'schen Visceralbogentheorie an, die neuerdings auch von Schauinsland sehr bestimmt, aber ohne Begründung proklamiert wird (1903).

Die Visceralbogen bilden Knorpelstücke, die, ähnlich wie die Rippen am Rumpfe, den Anfang des Darmrohres umgürten und sich ventral von ihm, zum Teil unter Vermittelung besonderer unpaarer Stücke, Copulae, vereinigen. Sie entstehen, meist unabhängig vom neuralen Cranium, in den von den Seitenplatten des Mesoderms stammenden Mesenchymmassen der häutigen Visceral- oder Schlund-

bogen und werden mit entsprechenden Namen belegt (Kiefer-, Zungenbein-, Kiemenbogen). Die Unterscheidung eines äußeren und eines inneren Visceral- oder Kiemenskelettes, von denen das erstere den Cyclostomen und in Resten auch den Selachiern zukommen soll, wird durch die Entwickelungsgeschichte nicht bestätigt. Die Visceralskelette der einzelnen Wirbeltierklassen sind untereinander homolog und als innere im Sinne der früheren Nomenklatur zu bezeichnen. (Genaueres s. im speciellen Teil unter Cyclostomen.)

Der Kieferbogen steht im Dienste der Ergreifung und provisorischen Bewältigung der Nahrung. Der Zungenbein- und die Kiemenbogen (zusammen das Hyobranchialskelett bildend) trennen die Kiemenspalten und dienen so bei wasserlebenden Anamnia der Kiemenrespiration; daneben besteht für den Zungenbeinbogen schon frühzeitig die Aufgabe, der Zunge eine Stütze zu bieten, und sie ist es, die nach Fortfall der Kiemenatmung dem ganzen Hyobranchialskelett, soweit es nicht reduziert wird, als Hauptfunktion bleibt und zu der weiteren Aufgabe, der Zunge Beweglichkeit zu verleihen, vervollkommnet wird. Auch an der Schallleitung gewinnt der Kiefer- wie der Zungenbeinbogen Anteil.

Gegenüber der Vorstellung, daß die knorpeligen Visceralbogen aus einem Mesenchym mesodermalen Ursprungs entstehen, hat J. B. PLATT für Necturus die Anschauung aufgestellt, daß jene Mesenchymmassen ektodermaler Herkunft seien. Zur gleichen Anschauung gelangte KUPFFER für die Branchialbogen bei Petromyzon, DOHRN (1902) für die Selachier (Torpedo), BRAUER (1904) für den Mandibularbogen von Hypogeophis. Allerdings lassen PLATT und KUPFFER die fraglichen Zellen aus der Epidermis entstehen, DOHRN nnd BRAUER dagegen aus der Ganglienleiste. Daraufhin würde das Visceralskelett dem Skelett des neuralen Craniums als genetisch verschiedenartig gegenüberzustellen sein. Diesen Angaben wird vielfach widersprochen. — Was die ursprüngliche Stellung der Visceralbogen zum neuralen Cranium anlangt, so spricht die Entwickelungsgeschichte wohl mehr zu Gunsten der Selbständigkeit jener. Allerdings giebt es auch Befunde, die auf einen ursprünglichen Zusammenhang beider Teile hinzudeuten scheinen (Verhalten des Visceralskelettes der Cyclostomen, der Columella auris bei Amphibien und Reptilien). Doch kann in diesen Fällen die Vereinigung und auch die gemeinsame ontogenetische Anlage den sekundär abgeänderten Zustand darstellen. Die Anschauung, daß die Visceralbogen vom Skelett des neuralen Craniums abstammen, gewissermaßen als Fortsatzbildungen desselben entstanden, wird von GEGENBAUR vertreten. — Die Frage endlich nach der Stellung der Visceralbogen zu einander wird von GEGENBAUR dahin beantwortet, daß alle Bogen, vom Kieferbogen angefangen, unter sich homodyname Bildungen darstellen. Auch der Kieferbogen ist danach einmal ein Kiemenbogen gewesen und hat erst sekundär, infolge seiner exponierten Lage am Mundrand, die Beziehungen zur respiratorischen Funktion verloren und mit der Uebernahme neuer Leistungen (Ergreifen, Zerkleinern der Nahrung) neue Gestaltung gewonnen. Auch diese Vorstellung ist nicht unbestritten geblieben DOHRN 1885).

Der Kieferbogen der Gnathostomen (bei den Cyclostomen besteht hinsichtlich der Komponenten des Kieferbogens noch Unsicherheit) läßt schon bei oder doch bald nach seiner ersten Anlage mindestens zwei Stücke unterscheiden, ein dorsales oder Palatoquadratum und ein ventrales oder primordialen Unterkiefer (MECKELschen Knorpel). Zwischen beiden kommt es zur Ausbildung eines Gelenkes, das bei den Gnathostomen bis zu den Vögeln inkl. als Kiefergelenk funktioniert. Am Palatoquadratum sind, abgesehen von Fortsätzen, die vor allem zur Befestigung mit dem neuralen Cranium dienen, hauptsächlich zwei Abschnitte erkennbar, die Pars quadrata, die die Gelenkfläche für den primordialen Unterkiefer trägt, und die Pars palatina, die am Dach der Mundhöhle nach vorn zieht und bei niederen Vertebraten Zähne („Gaumenbogen") trägt. Bei den Selachiern bildet sie die obere Begrenzung der Mundspalte, bei den übrigen Wirbeltieren findet sie sich weiter hinten am Mundhöhlen-

dach, da sich der maxillare Zahnbogen ausbildet (s. Knochen). Zugleich läßt sie aber eine Längenreduktion erkennen, und schon bei den Amphibien reicht sie nicht mehr so weit nach vorn wie bei den Selachiern. Bei den Amnioten kommt sie meist gar nicht mehr zur Anlage. Die Pars quadrata ist der konservativere Abschnitt des Palatoquadratums, aber auch sie erfährt bei den Säugern eine Größenreduktion, die in Zusammenhang steht mit der Aufgabe der ursprünglichen und Uebernahme einer neuen Funktion: sie bildet den in den Dienst des Gehörorgans tretenden Amboß. Dies hängt zusammen mit der Ausbildung eines neuen Kiefergelenkes bei den Säugern. Der primordiale Unterkiefer, der bei den Selachiern Zähne trägt und den unteren Begrenzungsrand der Mundspalte bildet, wird in der aufsteigenden Wirbeltierreihe ebenfalls immer mehr und mehr reduziert, in dem Maße, als sich die knöchernen Elemente ausbilden. Aber auch an ihm ist der Gelenkabschnitt der konservativste und bleibt noch bei den Säugern erhalten. Doch vollzieht sich an ihm ein ähnlicher Vorgang wie an dem Gelenkteil des Palatoquadratums: indem die Knochen, speciell das Dentale, eine größere Entfaltung erfahren und ihrerseits am dorsalen Schädelabschnitt eine Anlagerung finden, wird er reduziert und tritt als Malleus in den Dienst des Gehörorgans.

In der Art, wie das Palatoquadratum mit dem neuralen Cranium verbunden ist, bestehen drei Möglichkeiten. Entweder ist die Verbindung zwischen beiden Teilen eine unmittelbare, oder sie erfolgt unter Vermittelung des oberen Stückes des Hyalbogens (des Hyomandibulare), oder endlich es bestehen beide Arten von Verbindung nebeneinander (autostyler, hyostyler, amphistyler Typus; Huxley 1876). Hinsichtlich der Fortsätze, die das Palatoquadratum zur Verbindung mit dem Neurocranium aussendet, bestehen noch manche Unklarheiten.

Der Hyal- und die Branchialbogen bilden, bei den Gnathostomen zusammen mit den Copulae, das Hyobranchialskelett, das bei den einzelnen Wirbeltieren die mannigfachsten Verschiedenheiten darbietet. Die Zahl der (außer dem Hyalbogen) zur Ausbildung kommenden Branchialbogen schwankt: Petromyzon und Heptanchus besitzen 7, Hexanchus 6, die pentanchen Haie 5; die über den Selachiern stehenden Formen lassen eine noch weitergehende, von hinten her erfolgende Reduktion der Branchialbogen erkennen. Auch der Grad der Ausbildung des Einzelbogens ist Schwankungen unterworfen.

In der ventralen Mittellinie unter der Mundschleimhaut entsteht bei den Gnathostomen das System der Copulae, deren genetische Stellung zu den Bogen zweifelhaft ist. Die Gewebsverdichtung, aus der sie hervorgehen, hängt meist in der ersten Anlage mit den Anlagen der lateralen Bogenteile kontinuierlich zusammen.

Sehr verschiedenartig gestaltet sich die Gliederung des Hyobranchialskelettes. Bei Petromyzon werden die Kiemenbogen einheitlich angelegt und bleiben auch stets ungegliedert, bei Selachiern und Teleostiern ist die Anlage eine einheitliche, und sekundär tritt eine Gliederung in 4 Stücke (Hypo-, Kerato-, Epi-, Pharyngobranchiale) ein, wozu dann noch die unpaaren Copulae (Basibranchialia) kommen. Schon bei den Selachiern zeigen sich die weitestgehenden Verschiedenheiten in Bezug auf diese Gliederung, und das Idealschema eines Branchialbogens: Pharyngo-, Epi-, Kerato-, Hypobranchiale auf jeder Seite und dazu eine unpaare die beiden Bogenhälften verbindende Copula (Basibranchiale), ist auch hier nur in einigen Fällen realisiert.

Es als allgemeingiltig vorauszusetzen und nach dieser Voraussetzung die Thatsachen gewaltsam zu deuten, wie es Parker vielfach thut, ist ganz ungerechtfertigt. Da der Bogen in der Anlage und selbst auf Knorpelzustand noch einheitlich ist, so erscheint die Gliederung als eine sekundäre Einrichtung, die offenbar auf den Einfluß der Muskulatur zurückzuführen ist. Es kommt ihr somit keine prinzipielle Bedeutung zu, und die einzelnen Teilstücke dürfen nicht als selbständige morphologische Elemente betrachtet werden.

Dies ist besonders zu berücksichtigen bei der Betrachtung des Hyobranchialskelettes höherer Formen. Auch hier können noch Abgliederungen einzelner Stücke vorkommen, wenn auch nicht mehr in der Zahl wie bei den Fischen. Andererseits können auch die Bogen durchaus einheitlich bleiben. Wieweit jene Teilstücke bestimmten Elementen des Hyobranchialskelettes der Selachier entsprechen, ist noch gar nicht sicher ausgemacht. Was für die Branchialbogen im engeren Sinne gilt, gilt auch für den Hyalbogen: auch dieser kann mannigfache Gliederungen zeigen. Die bedeutsamste Abgliederung, die er bei den Amnioten erkennen läßt, ist die des Stapes (inneres Glied der Columella der Sauropsiden). Ob er mit Recht auf die bei den Fischen bereits abgegliederte und in specieller Verwendung anzutreffende Hyomandibula zurückgeführt wird, steht dahin. Seine Zugehörigkeit zum Zungenbeinbogen kann allerdings durch die Verhältnisse bei den Amphibien, wo er innigere genetische Beziehungen zur Ohrkapsel zeigt, fraglich werden (s. das specielle Kapitel).

Im übrigen tritt von den Amphibien an nach Fortfall der Kiemenrespiration die zungenstützende und -bewegende Aufgabe des Hyobranchialskelettes in den Vordergrund; der in seinem Aufbau vereinfachte Apparat fungiert als Zungenbein.

Unsere Kenntnis vom Hyobranchialskelett der Wirbelthiere ist stellenweise noch recht mangelhaft. Ganz besonders gilt dies bezüglich der Gliederung und ihrer Bedingtheit, sowohl der lateralen Bogenhälften als der medianen Copulae. Ein Extrem der Auffassung bietet die Betrachtungsweise, wie sie die Darstellungen von W. K. Parker beherrscht. Parker ist geradezu befangen in dem Glauben an die morphologische Wichtigkeit des Kiemenbogenschemas, das die Selachier zeigen; die einzelnen Stücke sind ihm nicht Teile eines Ganzen, sondern selbständige ursprüngliche Individualitäten. Die von den Selachiern hergenommenen Bezeichnungen spielen daher bei ihm eine sehr große Rolle. Mit Gegenbaur (1898, p. 444) halte ich es für richtig, mit dem Gebrauch dieser Bezeichnungen möglichst sparsam zu sein und im Auge zu behalten, daß die Uebertragung derselben selbst auf das Hyobranchialskelett der Amphibien noch nicht mit sicherer Begründung geschehen kann. Dies gilt für die lateralen Teile wie für die Copulae. Der kontinuierliche Zusammenhang, den die Anlagen der letzteren mit denen der lateralen Bogenteile zeigen, kann zu Gunsten der Auffassung sprechen, daß die Copulae ihre Entstehung den medialen Bogenenden verdanken, also in ähnlichem Verhältnis zu ihnen stehen wie das Sternum zu den Rippen. Diese Auffassung findet eine Stütze in dem Verhalten bei Petromyzon, wo eine Vereinigung der beiderseitigen Kiemenbogen in der ventralen Mittellinie erst sekundär erfolgt. Die zwischen den Hyalbogenhälften gelegene Copula heißt Basihyale, dahinter folgen die Basibranchialia; eine prähyale Copula kann als Glossohyale selbständig sein und spricht vielleicht dafür, daß sich die Reihe der Copulae früher bis zum vorderen Kieferwinkel fortsetzte (Gegenbaur 1898).

Im Zungenbein der höheren Formen wird das Skelettmaterial des Hyobranchialskelettes zu besonders gestalteten Gebilden geformt, an denen ein Körperabschnitt (aus den ventralen Teilen hervorgegangen) und Fortsatzbildungen unterscheidbar sind. Die letzteren werden zweckmäßig als Hörner und Fortsätze auseinandergehalten: die Hörner gehen aus den Anlagen von Visceralbogen hervor, die Fortsätze entstehen am Körper als specielle Anpassungen. Die Unterscheidung der Hörner als Cornu principale oder hyale (aus dem Hyalbogen hervorgegangen) und Cornua branchialia (I, II u. s. w.) läßt in den Namen gleich die

Bedeutung erkennen (GAUPP 1893). — Knorplige oder knöcherne Kontinuität mit dem Körper oder Abgliederung von demselben sind für die Beurteilung der Fortsatzbildungen keine ausschlaggebenden Momente.

Nach der Vorstellung von VAN WIJHE (1893, 1902) ist hinter der Hyomandibularspalte der Cranioten eine Spalte ausgefallen, und der Zungenbeinbogen repräsentierte somit zwei verwachsene Schlundbogen. Von den beiden daraufhin anzunehmenden Skelettbogen werde der vordere durch das Hyale (inkl. des Hyomandibulare) repräsentirt, der hintere durch das „Hyobranchiale", d. h. den Knorpelbogen, der bei Rochen hinter dem Hyomandibulare gelagert ist und von GEGENBAUR als in die Höhe gerücktes unteres Stück des Hyalbogens gedeutet wurde. Ein Hyobranchiale glaubt VAN WIJHE auch bei Protopterus wiederzufinden, während es bei den Selachiern als verschwunden anzusehen ist. Ob das Hyoidstück der Teleostier, Ganoiden und höheren Tiere als Hyale oder Hyobranchiale aufgefaßt werden muß, läßt VAN WIJHE unentschieden. Ob diese Vorstellung VAN WIJHEs richtig ist, muß die Zukunft lehren. Auch DOHRN sieht in dem Zungenbeinbogen zwei Bogen; den Skelettstab des vorderen soll das Hyomandibulare, den des hinteren das eigentliche Hyale bilden (s. auch Selachier).

4. Schicksal und Bedeutung des primordialen Kopfskelettes im Individuum.

Nur bei Cyclostomen und Selachiern bleibt das Primordialcranium zeitlebens erhalten und repräsentiert allein das Skelett des Kopfes. Schon bei den höheren Fischen tritt es in seiner Bedeutung zurück gegenüber den mit besseren Qualitäten ausgerüsteten knöchernen Elementen, und es sind hier, wie bei den höheren Wirbeltierformen, folgende Schicksale des Knorpelschädels zu konstatieren (s. GAUPP 1901). 1) Einige Partieen bleiben in knorpeligem Zustand zeitlebens erhalten. Die Bedeutung derselben ist noch nicht überall klar, ja auch der Umfang, den sie bei den einzelnen Formen besitzen, ist noch nicht genügend bekannt. Im allgemeinen bleiben bei niederen Formen, namentlich Fischen, knorpelige Schädelteile in größerem Umfang erhalten als bei höheren, doch giebt es hiervon auch Ausnahmen (manche Teleostier und Urodelen). Wo sie sehr reichlich bestehen bleiben, bilden sie noch in beträchtlichem Grade Schutz und Stütze für die Weichteile; im übrigen fungieren sie als Synchondrosen, bilden Wachstumsgrenzen zwischen knöchernen Stücken oder bewirken Bewegungsmöglichkeit zwischen solchen; in der äußeren Nase der Säuger bilden sie das nachgiebige Gerüst, auch als Gelenküberzüge bleiben Reste von Knorpel erhalten — aber in vielen Fällen ist eine genaue Einsicht in die funktionelle Bedeutung der perennierenden Teile des Knorpelschädels noch nicht vorhanden. 2) Hin und wieder wandeln sich beschränkte Partieen des Chondrocraniums zu Bindegewebe um und bleiben als Ligamente oder Syndesmosen erhalten. Viele Abgliederungen einzelner Stücke des Knorpelschädels kommen so zu stande (Nasenknorpel des Frosches und des Menschen, Gliederung der Kiemenbogen in manchen Fällen). 3) Es können auch Teile des Knorpelschädels embryonal wieder zu Grunde gehen, ohne Spuren zu hinterlassen, und ohne daß Knochen an ihre Stelle tritt. (Viele Teile des larvalen Knorpelschädels der Anuren, MECKELscher Knorpel der Säuger u. a.) 4) Das häufigste und in weitestem Umfang vorhandene Schicksal, das Teile des embryonalen Knorpelschädels trifft, ist die Zerstörung durch knöcherne Elemente, die sich an ihre Stelle setzen (s. Knochen).

Aus dem Gesagten geht hervor, daß das Chondrocranium in ausgedehntem Maße die Rolle einer nur provisorischen, transitorischen Bildung während des Embryonallebens spielt, und zwar ist das im allgemeinen um so mehr und um so ausschließlicher der Fall, je höher wir in der Wirbeltierreihe aufsteigen.

Diese Thatsache darf aber nicht ohne weiteres dahin gedeutet werden, daß das Primordialcranium lediglich dem Gesetze der Vererbung entsprechend immer wieder angelegt werde und schließlich nur eine rudimentäre Bildung ohne selbständige Bedeutung darstelle. Wie ein Vergleich der Zustände, die das Primordialcranium in der Wirbeltierreihe darbietet, lehrt, befindet sich dasselbe von den Selachiern an nicht etwa nur in absteigender Entwickelung, sondern kann ebenso gut auch progrediente Entwickelungstendenzen zeigen, d. h. auch höhere Formen können stellenweise eine reichere Knorpelentwickelung und ganz neue formale Verwertung des Materials darbieten als niederer stehende. Da nun bei den höheren Formen bei weitem der größte Teil des Knorpelschädels embryonal wieder zerstört wird, so müssen in der Ontogenese selbst die Momente liegen, die die Hervorbringung des Knorpelschädels erklären. Man wird wohl nicht fehlgehen mit der Ueberlegung, daß der Knorpel eine Hartsubstanz ist, die viel rascher in größerem Umfange produziert werden kann als der Knochen, der zu seiner Bildung zudem der Zufuhr

größerer Kalkmassen bedürfte. So übernimmt der Knorpel die Aufgabe, schon in früher Embryonalzeit ein provisorisches Skelett zu bilden, dazu bestimmt, einmal den Weichteilen schon frühzeitig eine Stütze zu verleihen, andererseits den erst später und langsamer sich ausbildenden knöchernen Skeletteilen den Platz frei zu halten. Die raschere Wachstumsfähigkeit und raschere formale Anpassungsfähigkeit macht ihn in dieser Hinsicht besonders geeignet. In dieser specifisch embryonalen Funktion (die sich in Resten auch das ganze Leben hindurch erhalten kann) darf das Moment gesehen werden, welches das Primordialcranium (wie überhaupt das ganze Knorpelskelett) nicht nur vor dem gänzlichen Untergang schützt, sondern ihm sogar die Möglichkeit zu höherer quantitativer und formaler Ausbildung auch in der aufsteigenden Wirbeltierreihe gewährt. Die Schnelligkeit, mit der die ganze Ontogenese abläuft, der Zeitpunkt, zu welchem das Individuum zum freien Leben übergeht, werden dabei sehr wesentlich die Ausbildung des Knorpelskelettes beeinflussen. Es ergiebt sich daraus der auch schon von GEGENBAUR (1878) ausgesprochene Schluß, daß das Maß von Knorpel nicht ohne weiteres auf die phylogenetische Stellung bezogen werden darf. Hier mag denn auch noch die allgemeine Bemerkung Platz finden, daß das Auftreten von Knorpelgewebe überhaupt ein Moment ist, das in seiner Bedeutung, so wichtig dieselbe ist, doch auch nicht überschätzt werden darf. Es geht sicherlich zu weit, wenn man sich bemüht, alle Verknorpelungen, die irgendwo auftreten, durchaus als Derivate des Achsen- oder Kiemenskelettes nachzuweisen. Auch ganz lokal und selbständig kann Knorpelgewebe entstehen, wie es unter anderem die sekundären Knorpelbildungen bei der Entstehung von Deckknochen zeigen.

5. Phylogenetische Fragen:
Stellung des Kopfskelettes zum Rumpfskelett (Segmenttheorie des Schädels). Weitere das Palaeocranium betreffende Fragen, Bedeutung seiner Komponenten. Schicksal in der Wirbeltierreihe, Geschichte der Gehörknöchelchen.

Die phylogenetische Betrachtung des Primordialcraniums läßt eine Anzahl von Fragen aufwerfen, auf die sichere Antworten bisher vielfach nicht zu geben sind. Im Vordergrund des Interesses steht seit langer Zeit das Problem von der Stellung des Kopfskelettes zum Rumpfskelett, unter das eine ganze Menge von Einzelproblemen zu subsumieren ist, und das schließlich selbst wieder nur ein Teil der allgemeinen Frage nach dem ursprünglichen Zustand des Kopfskelettes und der Bedeutung seiner Teile darstellt. Im allgemeinen wird bei der Betrachtung des Knorpelschädels von dem der Selachier ausgegangen, und von diesem werden wenigstens die der übrigen gnathostomen Wirbeltiere abgeleitet. Zur Beantwortung der Frage, welche stammesgeschichtliche Entwickelung das Selachiercranium selbst durchgemacht habe, blieben dann nur das Studium der Ontogenese sowie die Cyclostomencranien. Unter Berufung auf diese beiden Faktoren sind die Fragen behandelt worden, die sich mit der Urform des Chondrocraniums und der Bedeutung seiner Teile beschäftigen. Da hier noch sehr vieles unklar ist, so wird die Darstellung vielfach nur eine historische sein können. Im Anschluß daran ist das Schicksal des Primordialcraniums in der Wirbeltierreihe, von den Selachiern an, sowie die Geschichte der Gehörknöchelchen zu verfolgen.

a) Die Stellung des Kopfskelettes zum Rumpfskelett.

Die Frage nach der Stellung des Kopfskelettes zum Rumpfskelett ist eine sehr alte und hat eine bewegte Geschichte durchgemacht. In Erwägung gezogen wurde sie zuerst durch GOETHE (1790) und durch OKEN (1806), die beide selbständig aus der Betrachtung macerierter, getrockneter Wiederkäuerschädel zu der Anschauung kamen, daß die Kopfknochen, zunächst des Säugetierschädels, sich zu Segmenten zusammenfassen lassen, die eine gewisse Aehnlichkeit mit Wirbeln besitzen. Daher der Name Wirbeltheorie des Schädels, den diese Lehre erhalten hat. Es mag besonders betont sein, daß ihrer Aufstellung nur das Bestreben zu Grunde lag, den Wirbel, als das den Aufbau des Rumpfskelettes beherrschende Formelement, auch im Schädel wiederzufinden und so auch den letzteren als nach dem gleichen Schema wie das Rumpfskelett gebaut zu analysieren. Dagegen fehlte wohl noch jeder genetische Gedanke. Die GOETHE-OKEN'sche Lehre fand, wenigstens in ihrer Grundanschauung, fast allgemeine Annahme; nur wenige Widersprüche wurden laut. Ueber die Frage allerdings, wie viele hypothetische Schädelwirbel anzunehmen seien, gingen die Ansichten auseinander [GOETHE nahm 6, OKEN anfangs 3, später

4 an; die Vierzahl vertreten auch Rathke (1839), Owen (1846), Bruch (1862) u. A.; die höchste Zahl von Wirbeln, die aufgestellt wurde, ist wohl 7]. Auch die entwickelungsgeschichtliche Forschung (Rathke, Reichert) erklärte sich mit der Grundvorstellung einverstanden, fügte allerdings wichtige Modifikationen hinzu. So unterscheidet Ratke (1839), der zuerst zusammenfassend die Schädelentwickelung der Wirbeltiere verfolgte, zwei Komponenten des Schädels: einen Abschnitt, der auf die Belegungsmasse der Wirbelsäule zurückzuführen und somit gleichen Ursprungs ist wie die Wirbelsäule, und einen zweiten, bei dem dies nicht der Fall ist. Zum ersten gehört der Gehirnschädel (in 4 Wirbel zu zerlegen), ohne die Ohrkapseln, dafür aber mit einigen der Gesichtsknochen, die als rippenähnliche Bildungen oder als Belegknochen an solchen aufgefaßt werden; die Ohrkapseln sind Schaltstücke; Zwischenkiefer, Nasenbeine und Vomer sind dem Wirbelsystem fremde Elemente. Im übrigen hat gerade die Entwickelungsgeschichte, die das Vorhandensein eines Knorpelschädels bei den Wirbeltieren, seine Entstehung und Einrichtung, kennen lehrte, das Material zur Bekämpfung der Wirbeltheorie herbeigeschafft.

Die erste Periode der Geschichte der Wirbeltheorie kann bis 1859 gerechnet werden, dem Jahre des Erscheinens von Huxley's (schon 1858 gelesener) berühmter Croonian lecture über den Wirbeltierschädel, in der jener Goethe-Oken'schen Vorstellung der Boden entzogen wurde. Hier, wie in den 1864 erschienenen Lectures on the Elements of comparative Anatomy wies Huxley vor allem darauf hin, daß nur in den ersten Stadien die Anlagen der kranialen und der spinalen Region des Körpers einander ähnlich sind, daß dann aber beide ganz divergente Entwickelungsrichtungen einschlagen: in der Rumpfregion kommt es zu einer Segmentierung, während diese am Schädel zunächst unterbleibt und erst sekundär durch den Ossifikationsprozeß eintritt. Sie ist somit am Schädel etwas ganz Sekundäres und hat nichts mit der Gliederung der Wirbelsäule in Wirbel zu schaffen, die eine ganz frühe Erscheinung darstellt. Daher können auch die 4 Segmente, in die der knöcherne Schädel, speciell der Säuger, zerfällt, nicht mit Wirbeln verglichen werden. Mit dieser durch Huxley geschaffenen Erkenntnis des Gegensatzes zwischen Schädel und Wirbelsäule schließt die erste Phase der Lehre von der Segmentierung des Schädels ab. Eine neue beginnt 1872 mit dem großen Werk Gegenbaur's über den Selachierschädel. Hier sucht Gegenbaur den Grundgedanken der alten Wirbeltheorie zu retten, indem er ihn auf das knorpelige Primordialcranium überträgt. Ausgehend vom Knorpelschädel der Selachier, versucht Gegenbaur den Nachweis, daß der hintere Teil desselben einmal vertebral gegliedert war. Die Momente, auf die sich diese Ueberzeugung gründete, waren: die Chorda dorsalis, die die Basis des hinteren Schädelabschnittes ebenso wie die Wirbelsäule durchsetzt; die Visceralbogen, die Gegenbaur als untere Bogenbildungen ähnlich den Rippen betrachtet, von denen er ferner annimmt, daß sie in innigem Zusammenhang mit dem Cranium entstanden, und die so auch auf eine einstige metamere Gliederung desselben hinweisen; endlich die Nerven, die Gegenbaur als aus Spinalnerven hervorgegangen zu analysieren sucht. Der vertebrale Teil des Craniums erstreckt sich an der Basis vom Foramen occipitale bis zur Sattellehne; von hier aus ist die Grenzlinie an der Seitenwand der Orbito-temporalregion schräg aufwärts bis vor das Trochlearisloch zu ziehen, so daß dieser Abschnitt also die Occipital- und Labyrinthregion sowie den hinteren Teil der Orbito-temporalregion umfaßt und die Austrittsstelle der ventralen Vaguswurzeln, des Vagus selbst, des Glossopharyngeus, Acusticus, Facialis, Trigeminus und der Augenmuskelnerven enthält. Die Zahl der in den vertebralen Teil eingeschmolzenen Schädelwirbel bestimmte Gegenbaur auf mindestens 9; die Visceralbogen gehören ihnen als ventrale Bogenbildungen an. Die Konkrescenz erfolgte unter Reduktion der die Wirbel früher bewegenden Muskulatur und unter dem Einfluß mehrerer Momente: die Visceralbogen lösten sich vom Cranium ab, wurden beweglich und verlangten für ihre Muskulatur feste Ursprungsgebiete; das Gehirn, das Ohrlabyrinth und das Auge wirkten weiter umgestaltend auf das Skelett ein. — Dem vertebralen Teil steht der prävertebrale (später auch als evertebraler bezeichnete) gegenüber. Er umfaßt nur das Austrittsgebiet des Olfactorius und des Opticus, also die Ethmoidalregion und den vorderen Teil der Orbito-temporalregion, und ist wahrscheinlich erst nach erfolgter Konkrescenz des vertebralen Teiles durch Auswachsen des nunmehr kontinuierlichen Knorpels in Anpassung an die Riechgruben entstanden. In dieser Vorstellung Gegenbaur's ist gegenüber der alten Wirbeltheorie nicht nur das Objekt ein anderes geworden (Knorpelschädel statt Knochenschädel), sondern auch die Art der Betrachtung; Gegenbaur faßt die Frage als ein Problem der Phylogenese: der Knorpelschädel war einmal in seiner größeren hinteren Hälfte segmentiert. Die genetische Fassung des Problems bleibt fortan die herrschende. Die namhaftesten Forscher schlossen sich Gegenbaur's Anschauung an; Stöhr (1879, 1881, 1882) fügte ihr den sehr fruchtbringenden Gedanken hinzu, daß die Umgestaltung des ursprünglich ge-

gliederten Skelettes im Kopfbereich von vorn nach hinten fortschritt und in der Wirbeltierreihe ihr Ende noch nicht erreicht habe. Der Schädel ist in stetem kaudalen Vorrücken begriffen und ist somit in der Wirbeltierreihe nicht von konstanter Ausdehnung, sondern bei den einzelnen Formen ungleichwertig. Dieser letzte Satz wurde in den folgenden Jahren durch Untersuchungen von ROSENBERG, GEGENBAUR, SAGEMEHL an Fischschädeln als thatsächlich zu Recht bestehend erkannt. Es zeigte sich, daß bei den Fischen (Selachiern, Ganoiden, Teleostiern) Anschlüsse von Wirbeln oder Wirbelteilen an den Schädel in verschiedener Form vorkommen, und es ließen sich daran Schlußfolgerungen allgemeiner Natur knüpfen. Allerdings weichen in diesen die einzelnen Forscher voneinander ab. Für die Selachier kommt ROSENBERG zu dem Schluß, daß der Begriff Selachiercranium keine konstante Größe, und daß z. B. das Carchariascranium um einen Wirbel länger sei als das Musteluscranium. Zu weitergehenden Resultaten gelangt SAGEMEHL. Das Selachier- und das Amphibiencranium repräsentieren ihm Kranien, die in ihrer kaudalen Ausdehnung gleich und von primitivem Typus sind; ihnen stehen die Kranien der höheren Fische und der Amnioten gegenüber, die noch eine Verlängerung durch Assimilation von 3 Wirbeln erfahren haben. Der Schädel der letzteren ist also thatsächlich kaudalwärts vorgerückt. Dieser Vorgang vollzieht sich aber nicht stetig in der Wirbeltierreihe, sondern ist nur einmal erfolgt, und zwar unter dem Einfluß des sich nach hinten ausdehnenden Parasphenoids, durch das die vorderen Wirbel ihre Beweglichkeit einbüßten. In der Frage nach der Herkunft des Selachiercraniums, das als Ausgang genommen wird, schließt sich SAGEMEHL an GEGENBAUR's Darstellung von 1872 an: es ist aus Metameren entstanden. Diese waren aber noch keine Wirbel, und der Prozeß ihrer Konkrescenz, der zur Bildung des Craniums vom Typus der Selachier führte, ist seinem Wesen nach verschieden von dem der nachträglichen Assimilation von wirklichen Wirbeln bei höheren Fischen und Amnioten. Für das Selachier- (und Amphibien-)Cranium braucht SAGEMEHL den Ausdruck protometamer, die durch Zuwachs von 3 Wirbeln vergrößerten übrigen Kranien nennt er auximetamer. — Mit den Deutungen, die SAGEMEHL den Befunden bei den Fischen gegeben hat, erklärte sich GEGENBAUR (1887*) für nicht einverstanden; nach ihm sind die verschiedenen Erscheinungen von wirklicher oder scheinbarer Wirbelassimilation sehr mannigfacher Natur und dürfen nicht direkt miteinander verglichen werden; von wirklichen Konkrescenzen sind Rückbildungen von Wirbeln oder Wirbelteilen mit dem Anschein von Konkrescenzen zu unterscheiden. Beides kommt vor und beweist den umgestaltenden Einfluß, den das Cranium auf den vordersten Teil der Wirbelsäule ausübt.

Die Frage nach der ursprünglichen Entstehung des Craniums war durch die letztgenannten Arbeiten nicht gefördert worden. Wohl aber geschah dies durch zwei Arbeiten, die beide im Jahre 1882 erschienen und zu Ausgangspunkten für die weitere Forschung geworden sind: von VAN WIJHE und FRORIEP. VAN WIJHE zeigte, in Erweiterung früherer Untersuchungen von BALFOUR und MILNES MARSHALL, daß bei Selachiern das gesamte dorsale Mesoderm des Kopfes in 9 ganz entsprechende Segmente (Urwirbel, Somite) zerfällt, wie das dorsale Mesoderm des Rumpfes, er glaubte ferner den Nachweis führen zu können, daß zu jedem der 9 Somite, mit Ausnahme des ersten, auch ein ventraler Mesodermabschnitt, also ein Visceralbogen, gehöre oder doch einmal gehört habe, daß weiter jedem solchen (aus Somit und Visceralbogen bestehenden) Kopfsegment auch eine dorsale und eine ventrale Nervenwurzel zukomme, von denen die ventrale die Muskelprodukte des Somites, die dorsale aber die aus dem Visceralbogenmesoderm entstehende Muskulatur versorge, kurzum, er kam zu Ergebnissen, die eine ursprüngliche Metamerie des Wirbelthierkopfes sehr wahrscheinlich zu machen geeignet waren, eine Metamerie, die überdies wenigstens im dorsalen Kopfgebiet die Verhältnisse des Rumpfes zu wiederholen und damit die GEGENBAUR'sche Auffassung des Kopfes als eines umgewandelten Rumpfabschnittes zu stützen schien. Für das Skelett allerdings waren die Befunde weniger von Bedeutung; VAN WIJHE fand zwar, daß von den einzelnen Somiten auch Sklerotome entstehen, daß aber diese segmentale Anlage des Skelettes sofort wieder unterdrückt werde (s. auch Selachier). Von größerer dokumentarischer Wichtigkeit für die Geschichte des Wirbeltierschädels waren dagegen die Befunde der Arbeit von FRORIEP. FRORIEP tritt in einen bestimmten Gegensatz zu GEGENBAUR's Anschauungen. Wie dieser, so erkennt auch FRORIEP im Schädel zwei Teile, einen einstmals segmentierten und einen von jeher unsegmentierten an, doch verlegt er die Grenze beider Teile in die Höhe der Austrittsstelle des N. vagus: der einstmals gegliederte Teil ist somit sehr kurz und umfaßt nur die Hinterhauptsregion. Von dieser wies FRORIEP zunächst für Säuger, später auch für Vögel, nach, daß sie sich embryonal als vorderster Teil der Wirbelsäule verhält und dementsprechende Erscheinungen in der Anlage von Urwirbeln, Wirbelbogen und Nerven zeigt, während

von dem Vagus an nach vorne nichts nachweisbar ist, was der Gliederung im spinalen Bereich vergleichbar wäre. So erweist sich die Occipitalregion des Schädels als durch eine kaudalwärts fortschreitende Umbildung des kranialen Endes der Wirbelsäule entstanden und ist als spinaler Abschnitt dem übrigen cerebralen oder präspinalen Schädelgebiet gegenüberzustellen. Ein sehr wichtiges Glied in dieser Kette von Betrachtungen bildet der N. hypoglossus. Indem es Froriep glückte, bei Schafembryonen Ganglien nachzuweisen, die zu dem vorher als rein motorisch angesehenen Hypoglossus gehörten, ergab sich die Auffassung dieses Nerven als eines Komplexes früherer richtiger Spinalnerven, und zugleich seine Selbständigkeit gegenüber dem Vagus, mit dem er früher als zusammengehörig betrachtet worden war. Er offenbarte sich so als entstanden aus den Spinalnerven, die zu dem dem Schädel assimilierten Wirbelsäulengebiet gehörten. Endlich erkannte auch bereits Froriep, daß wahrscheinlich an der Grenze des spinalen und des präspinalen Schädelgebietes Reduktionen stattgefunden haben und einige Segmente gänzlich unterdrückt sind.

Mit der Arbeit van Wijhe's ist aus dem enger gefaßten Schädelproblem das viel weitere, umfassendere Kopfproblem geworden, auf das zwar Gegenbaur schon 1872 hingewiesen hatte, das aber doch erst von nun als selbständige Aufgabe behandelt wird. Die Kopfsomite, die Visceralbogen, das Verhältnis beider zu einander (der Mesomerie zur Branchiomerie), die Glieder des centralen und des peripheren Nervensystems, kurz, die Frage nach der Metamerie des Gesamtkopfes stehen dabei im Vordergrund der Betrachtung, während der Schädel dagegen zurücktritt. Die Ansichten bezüglich der genannten Dinge gehen noch in fundamentalsten Punkten auseinander. Ob alle von van Wijhe beschriebenen Mesodermsegmente des Kopfes wirklich den Wert von Somiten besitzen, oder ob diese Bedeutung nur den hinter der Ohrblase gelegenen (den metotischen) zukommt, den prootischen aber abgeht (Rabl 1892; etwas modifiziert auch Froriep 1902), ist noch strittig, und damit ist auch unbestimmt, ob man dem ganzen Kopf oder nur seinem hinteren Abschnitte eine einstmalige Segmentierung zuschreiben soll. Hinsichtlich der Zahl der Kopf-Mesodermsegmente (der prootischen wie der metotischen) gehen die Angaben für die einzelnen untersuchten Tierformen auseinander; nach Dohrn (1901) wäre es in dieser Hinsicht überhaupt nur möglich, ein allgemeines Minimum festzustellen, nicht aber ein Maximum, da mit Somitverschmelzung gerechnet werden muß, durch die sich, nach Dohrn's Auffassung, die größere Somitezahl der Rochen (Dohrn, Killian, Sewertzoff) gegenüber der der Haie erklärt. Eine andere Auffassung erklärt die Verschiedenheit in der Zahl der Kopf-Mesodermsegmente aus einer in verschiedenem Umfange erfolgenden Reduktion von solchen und Einverleibung von Rumpfsomiten ins Kopfgebiet. Damit ist denn die weiterere Streitfrage berührt, ob die Hinterkopfsomite, denen die Somitnatur von allen Seiten zuerkannt wird, wirklich ursprünglich dem Kopfe angehörten, oder ob sie als ursprüngliche Rumpfsomite sich sekundär dem Kopfe anfügten, als cänogenetische Bestandteile desselben zu den palingenetischen hinzukamen, indem sie in Gebiete einrückten, die einstmals auch von palingenetischen Somiten eingenommen, aber durch Reduktion der letzteren frei wurden (Gegenbaur 1887). Ferner steht zur Diskussion das Verhältnis der in den Visceralbogen sich aussprechenden Gliederung zu der Somitgliederung im dorsalen Kopfgebiet (der Branchiomerie zur Mesomerie, Ahlborn): sind beiderlei Segmente unabhängig voneinander oder entsprachen sie sich einmal, und wenn ja, welche Verschiebungen haben stattgefunden, um den jetzigen Zustand herbeizuführen, wo eine Inkongruenz zwischen den Visceralbogen vom dritten an und den dorsalen Mesodermsegmenten schon in frühen Stadien der Cephalogenese der Selachier besteht? Endlich ist in Zusammenhang mit den erwähnten Problemen auch die Frage behandelt worden, welchem Abschnitt des Amphioxuskörpers der Kopf der Cranioten entspricht.

Die Erörterung dieser Punkte, so sehr von ihrer endlichen Entscheidung die Frage nach dem Urzustand des Schädels beeinflußt wird, hat an anderer Stelle zu erfolgen, da nicht das Skelett, sondern andere Organsysteme, die Mesodermgliederung, die Entwickelung des centralen und peripheren Nervensystems u. a., das Objekt der Diskussion dabei bilden müssen. Denn es handelt sich dabei, um mit Dohrn zu reden, um die „Aufdeckung der urgeschichtlichen Prozesse des Wirbeltierkopfes“, die viel weiter zurückliegen als die Schädelbildung, und die im übrigen selbst noch zu wenig klar sind, als daß sie es rechtfertigten, einen Urzustand des Kopfskelettes anzunehmen, der von dem aus der Ontogenese der Cranioten direkt ablesbaren wesentlich verschieden wäre. Im nachfolgenden sind daher nur die Arbeiten und Vorstellungen weiter verfolgt, die sich unmittelbarer mit der Schädelbildung beschäftigen. Für sie haben sich Froriep's Untersuchungen als ganz besonders fruchtbar erwiesen. Denn in der That ist seit Erscheinen derselben die Anschauung immer weiter vorgedrungen, daß die Occipitalregion der Gnathostomen ein Teil des Craniums

ist, der den davor gelegenen Abschnitten gegenübergestellt werden muß. An Vertretern aller Klassen der Gnathostomen ist gezeigt worden, daß er in seiner Anlage eine weitgehende Aehnlichkeit mit der Wirbelsäule erkennen läßt. In der Occipitalregion bilden sich zweifellose Myotome aus, zu denen spinalartige Nerven treten, und wenn auch bei der Anlage des Skelettes selbst (d. h. des occipitalen Teiles des Parachordale) diskrete Wirbel nicht mehr gebildet werden, so sind doch Andeutungen einer Segmentierung auch hier erkennbar. Sie äußern sich teils darin, daß die zwischen den Nerven zur Verknorpelung kommenden Partieen Aehnlichkeit mit Wirbelbogen zeigen, teils darin, daß wenigstens die Myocommata zwischen den einzelnen occipitalen Myotomen an der parachordalen Skelettmasse ansetzen, in ähnlicher Weise, wie das im Rumpfgebiet an den Wirbelbogen der Fall ist. Auf dieses Moment hat SEWERTZOFF aufmerksam gemacht. Demgegenüber ist an dem otischen Abschnitt des Parachordale, abgesehen von den auch noch nicht ganz unbestrittenen Somiten, nichts nachweisbar gewesen, was auf eine frühere Gliederung schließen ließe. Ein Argument der vergleichenden Anatomie kommt hinzu: bei den Cyclostomen schließt das Cranium mit der Ohrkapsel, hinter der der Vagus austritt, ab, und dahinter folgen bereits freie Wirbelbogen. Der Schluß ist nicht von der Hand zu weisen, daß sich aus den vordersten derselben (aber nicht aus schon fertigen Wirbeln mit Körpern) die Occipitalregion der Gnathostomen gebildet hat (HATSCHEK 1892). Bei den Myxinoiden fehlen die Rumpfwirbelbogen überhaupt gänzlich, was erst recht auf eine Sonderstellung des primitiven (mit der Ohrkapsel abschließenden) Craniums gegenüber dem Rumpfskelett deutet (VAN WIJHE 1889).

Die größte Schwierigkeit, die sich bei der Verwertung der ontogenetischen, die Kopfmetamerie betreffenden, Befunde herausgestellt hat, liegt in der großen Verschiedenheit der Einzelthatsachen. Auch wenn nur die metotischen Segmente berücksichtigt werden, ergeben sich weitgehende Verschiedenheiten in der Zahl der letzteren, die dem Kopfgebiet zugezählt werden müssen. Damit hat der von STÖHR zuerst ausgesprochene und dann von SAGEMEHL verfolgte Gedanke, daß die kaudale Ausdehnung der einzelnen Wirbeltierkranien eine ungleiche sei, seine Bestätigung und Nahrung gefunden. Der direkten Vergleichung der Einzelbefunde steht dabei eine Erwägung entgegen, die schon von FRORIEP angestellt worden ist: daß nämlich möglicherweise auf der Grenze des cerebralen und des spinalen Schädelanteiles Segmente zu Grunde gegangen sein können, so daß die bei den Einzelformen beobachtete Segmentzahl kein einwandfreies Vergleichsobjekt abgiebt. (DOHRN, der der Annahme von zwei Abschnitten des Kopfes ablehnend gegenübersteht, erklärt, wie schon erwähnt, die Reduktion der Somitezahl durch Verschmelzungsprozesse.) Ob und in welchem Umfange ein solcher Reduktionsprozeß anzunehmen ist, wird sicherlich durch systematisch-vergleichende embryologische Erhebungen, bei denen nicht weit entfernt, sondern möglichst nahe stehende Formen verglichen werden, ermittelt werden können. Was in dieser Hinsicht an vergleichend-embryologischem Material bis zum Jahre 1897 vorlag, hat FÜRBRINGER in seiner großen und vortrefflichen Monographie über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen zusammengestellt und mit den Ergebnissen ausgedehnter Untersuchungen an ausgebildeten Formen verarbeitet. Für die Lehre von der Zusammensetzung der Occipitalregion der Gnathostomen bezeichnet FÜRBRINGER's Werk einen Fortschritt, dessen hohe Bedeutung auch von denen anerkannt wird, die im einzelnen nicht mit ihm übereinstimmen. So gebietet sich ein Eingehen auf FÜRBRINGER's Darstellung, soweit sie den Schädel betrifft, und das um so mehr, als gewisse von F. eingeführte Bezeichnungsweisen in neueren Arbeiten vielfach angenommen worden sind und auch im speciellen Teil dieses Kapitels gebraucht werden sollen.

In FÜRBRINGER's Auffassung des Schädels kommt der von FRORIEP zuerst aufgestellte Gedanke, daß in der Höhe des Vagusaustrittes zwei Gebiete aneinander stoßen, die verschieden zu beurteilen sind, zusammen mit STÖHR's Auffassung von der Ungleichwertigkeit der verschiedenen Wirbeltierkranien vereint zur Geltung. Den vor dem Vagusaustritt gelegenen Abschnitt des Craniums nennt FÜRBRINGER Palaeocranium, das dahinter folgende Gebiet (die Occipitalregion) ist das Neocranium. Das Palaeocranium (Autocranium) ist das ursprüngliche Cranium, das mit dem Vagus abschloß; es repräsentiert jetzt noch bei den Cyclostomen das ganze Cranium. Ihm haben sich bei den Gnathostomen mehrere spinale Skelettelemente angeschlossen, die früher frei waren (Wirbelbogen): der aus ihrer Verschmelzung hervorgegangene Schädelabschnitt repräsentiert das Neocranium (Spondylocranium) oder die Occipitalregion der Gnathostomen. Dabei ist aber anzunehmen, daß der Prozeß der Assimilation spinaler Skelettelemente an das paläokraniale Gebiet nicht nur einmal, sondern in mehreren Etappen erfolgte. Bei der erstmaligen Assimilation wurde ein Zustand des Neocraniums erreicht, den FÜRBRINGER als protometamer bezeichnet: er ist fixiert bei Selachiern und Amphibien; die An-

gliederung noch weiterer Elemente schafft dann den auximetameren Zustand des Neocraniums, wie ihn die höheren Fische und die Amnioten zeigen. Von dem ursprünglichen Zustand aus ist also die kranio-vertebrale Grenze mehrfach kaudalwärts

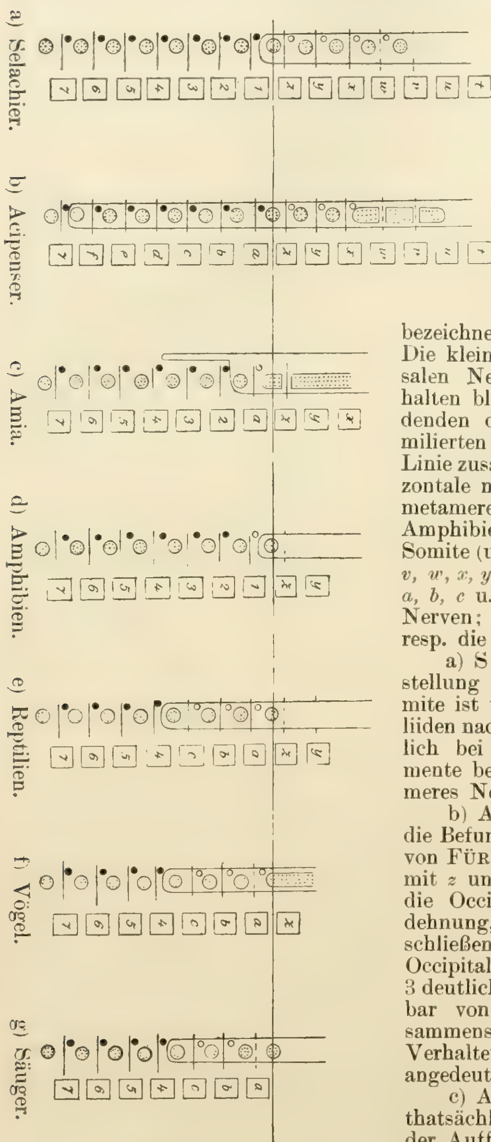


Fig. 325. Schematisch kombinierte Diagramme zur Darstellung der Anschauung Fürbringer's, betreffend die Ausdehnung des proto- und auximetameren Neocraniums. Die Art der Darstellung ist die von Sewertzoff (1895) zuerst verwendete. Die Säule der Rechtecke stellt die Somite dar, die Säule der großen Kreise die Wirbelbogen. Die horizontalen Striche sind die ventralen Nervenwurzeln, durch punktierte Linien sind diejenigen bezeichnet, die embryonal wieder verschwinden. Die kleinen Kreise sind die Ganglien der dorsalen Nervenwurzeln: schwarz sind die erhalten bleibenden, weiß die wieder verschwindenden dargestellt. Die dem Cranium assimilierten Wirbelbogen sind durch eine einfache Linie zusammengefaßt; die durchgehende Horizontale markiert die Ausdehnung des protometameren Neocraniums der Selachier und Amphibien. Bezeichnung der spino-occipitalen Somite (und Nerven) nach Fürbringer: *t, u, v, w, x, y, z* = occipitale Somite und Nerven; *a, b, c* u. s. w. = occipito-spinale Somite und Nerven; *1, 2, 3* u. s. w. = freie Spinalnerven resp. die zugehörigen Somite.

a) Selachier. Die im Schema zur Darstellung gebrachte Siebenzahl occipitaler Somite ist von Braus für Spinaciden und Scylliiden nachgewiesen und findet sich wahrscheinlich bei allen Selachiern. Die 5 Skelettsegmente beschreibt Sewertzoff. — Protometameres Neocranium.

b) Acipenser. Zu Grunde gelegt sind die Befunde von Sewertzoff in der Deutung von Fürbringer. Bis zu dem zwischen Somit *z* und *a* gelegenen Skelettsegment reicht die Occipitalregion in ihrer primären Ausdehnung, die folgenden 5—6 Skelettsegmente schließen sich sekundär an. Im primären Occipitalgebiet ist ein hinterer Teil, der aus 3 deutlichen Wirbelbogen besteht, unterscheidbar von einem vorderen, in dem die Zusammensetzung aus 3 Wirbelbogen nur in dem Verhalten zu den Myocommata und Nerven angedeutet ist.

c) Amia. Zu Grunde gelegt sind die thatsächlichen Befunde von Schreiner, in der Auffassung von Fürbringer. Das Cranium reicht an der Basis (parachordal) weiter kaudalwärts als in den lateralen Teilen; es bestehen 2 freie Occipitalbogen (zwischen den Somiten *2, 3, 4*).

d) Amphibien. Zu Grunde gelegt sind die Verhältnisse bei den Urodelen. Das Vorhandensein von 3 spino-occipitalen Somiten ist für Necturus nachgewiesen. Der Nerv *z* wurde bisher bei Cryptobranchus, Menopoma, Salamandra und Triton festgestellt. Das Amphibiencranium hat die gleiche Ausdehnung wie das Selachiercranium (Occipitalregion protometamer).

e) Reptilien. Zu Grunde gelegt sind die Befunde bei Lacerta von C. K. Hoffmann, Van Bemmelen, Chiarugi und die bei Ascalabotes fascicularis von

SEWERTZOFF. 5 spino-occipitale Somite beschreibt C. K. HOFFMANN, die 4 spino-occipitalen Wirbelbogen SEWERTZOFF. Das Reptiliencranium ist um 3 Skelettsegmente ausgedehnter als das Amphibiencranium; Occipitalregion auximetamer mit 3 sekundär assimilierten Wirbelbogen.

f) Vögel. Zu Grunde gelegt sind die Befunde bei Gallus von FRORIEP.

g) Säuger. Zu Grunde gelegt sind die Befunde von FRORIEP bei Wiederkäuern. Die Ausdehnung des Säugercraniums ist die des Reptilien- und Vogelcraniums. Die ventralen Wurzeln *a, b, c* = Hypoglossuswurzeln.

verlegt worden. Als wichtiges Kriterium bei der Analyse der verschiedenen Zustände, die sich bei den einzelnen Wirbeltieren finden, verwertet FÜRBRINGER die Nerven. Den im Gebiete des Palaeocraniums austretenden paläokranialen Nerven, deren Reihe hinten mit dem Vagus abschließt, stehen die neokranialen Nerven gegenüber, die früher freie typische Spinalnerven waren und mit den neokranialen Skelettteilen dem Cranium einverleibt wurden. Da sie somit nach erfolgter Assimilation eine Art Zwischenstellung zwischen den paläokranialen und den freien Spinalnerven bilden, bezeichnet FÜRBRINGER sie als spino-occipitale Nerven. Naturgemäß müssen, wie bei den Skelettteilen, auch bei den spino-occipitalen Nerven zwei Kategorieen oder Generationen unterschieden werden: solche, die bei dem erstmaligen Assimilationsprozeß zum Schädel hinzukamen und somit das protometamere Neocranium charakterisieren: occipitale Nerven, und solche, die eine zweite Generation bilden, d. h. zu den occipitalen Nerven noch hinzukamen, als der Zustand des auximetameren Neocraniums sich ausbildete: occipito-spinale Nerven. Die Verschiedenheit in der Zahl der spino-occipitalen Nerven erklärt sich einerseits daraus, daß bei verschiedenen Formen die Occipito-vertebralverbindung an verschiedener Stelle liegt, andererseits durch die Annahme, daß an der Grenze des Palaeo- und Neocraniums ein Zugrundegehen ganzer Metameren (nebst den dazu gehörigen Nerven) stattfindet, ein Vorgang, der durch die embryologischen Befunde als thatsächlich vorkommend genugsam beglaubigt ist. Dadurch ergiebt sich eine große Schwierigkeit, im Einzelfalle die Natur der vorhandenen spino-occipitalen Nerven zu erkennen. Beobachtungen der Entwickelungsgeschichte und der ausgebildeten Zustände müssen hier zur Gewinnung eines Urteils verwertet werden. Eine weitere Schwierigkeit liegt dabei in der Wahl einer Bezeichnungsmethode, die es ermöglicht, die als identisch erkannten Nerven kurz auch als solche zu bezeichnen. FÜRBRINGER wählt dazu die Buchstaben des Alphabetes, in der Weise, daß er die bei den Selachiern bereits assimilierten occipitalen Nerven mit den Endbuchstaben, die bei den höheren Fischen und den Amnioten neu hinzukommenden occipito-spinalen Nerven mit den Anfangsbuchstaben des lateinischen Alphabetes bezeichnet. Es wird also der letzte occipitale Nerv der Selachier als z bezeichnet, der erste occipito-spinale Nerv als a. Durch diese Bezeichnungsweise ist die Möglichkeit gegeben, zwei Eventualitäten zum Ausdruck zu bringen: die Reduktion vorderer und die Neuangliederung hinterer Nerven, also die Veränderlichkeit der vorderen und der hinteren Grenze. Hierin liegt denn auch ein sehr wesentlicher Nutzen der Bezeichnungsart, der ihre Anwendung behufs rascher Verständigung empfiehlt, wie sie denn auch z. B. von DOHRN (1901), der im übrigen vielfach nicht mit FÜRBRINGER's Betrachtungsweise übereinstimmt, gebraucht wird. Auch im nachfolgenden ist sie angewendet.

Wie sich im speciellen die Kranien der verschiedenen Wirbeltierformen verhalten, mag hier nur kurz angedeutet werden. Das Cranium der Petromyzonten und Myxinoiden repräsentiert ein Palaeocranium, das hinten mit der Labyrinthregion und dem Vagusaustritt abschließt, im übrigen aber bei beiden Formen Verschiedenheiten aufweist, so daß es zweifelhaft ist, wie weit in ihm die wirkliche Urform des Palaeocraniums gesehen werden kann. Die Selachier und die Amphibien sind unter den Gnathostomen die Formen mit protometamerem Neocranium, die kaudale Ausdehnung der Kranien beider Gruppen kann als gleich angenommen werden. Gegenüber den Selachiern sind die Amphibien durch völligen oder fast völligen Verlust der occipitalen Nerven ausgezeichnet. Holocephalen, Ganoiden, Dipnoer, Teleostier, Amnioten besitzen eine Occipitalregion von auximetamerem Typus; die hintere Schädelgrenze liegt jedoch nicht bei allen an gleicher Stelle. Im einzelnen ist dies noch im speciellen Teil zu erörtern, doch mag schon hier erwähnt sein, daß die Ausdehnung aller Amniotenkranien die gleiche ist, daß die kranio-vertebrale Grenze bei ihnen um drei Wirbel weiter hinten liegt als die der Amphibien, und daß die neu hinzugekommenen occipito-spinalen Nerven den Hypoglossus repräsentieren. Wahrscheinlich stimmen die Verhältnisse bei den Teleostiern mit denen bei den Amnioten überein. Es spricht überhaupt manches dafür, daß die Absteckung der kranio-vertebralen Grenze auch für die höheren Formen schon sehr frühzeitig, vielleicht schon innerhalb der Fische, stattgefunden hat, und daß mit der Ausbildung höher

differenzierter Occipito-vertebralverbindungen (Gelenke) der Prozeß des kaudalen Vorrückens zum Stillstand kommt, wie das Gegenbaur schon 1887 geäußert hat. So würde also auch das Verhalten bei den Amnioten nicht direkt an einen Zustand anzuschließen sein, wie ihn die recenten Amphibien mit ihren wohlausgebildeten Occipito-vertebralgelenken darbieten. Auf einige weitere Konsequenzen der Fürbringer'schen Anschauung habe ich 1898 aufmerksam gemacht.

Was das Palaeocranium, d. h. den vor dem Vagusaustritt gelegenen Abschnitt des Chondrocraniums anlangt, so geht Fürbringer's Anschauung (wie die von Froriep, van Wijhe u. A.) dahin, daß dasselbe sich als Continuum entwickelte beim Uebergang des akranen Zustandes in den kranioten. Dieser Uebergang erfolgte unter Ausbildung der höheren Sinnesorgane und des Gehirns an dem vordersten Teil des Körpers, der früher die gleiche metamere Gliederung aufwies wie der übrige Teil, an dem aber bei seiner Umgestaltung zum Kopfe eine Reduktion der in seinem Bereiche befindlichen Kopfsomite erfolgte. Nur die in den Dienst des Sehorgans tretenden Bestandteile derselben bleiben erhalten (dies bezieht sich auf die Angabe, daß aus den 3 ersten Kopfsomiten der Selachier die Augenmuskeln hervorgehen). Somit würde also zwar der Kopf aus einem einst gegliederten Körperabschnitt entstanden sein, das Palaeocranium aber einen Zustand metamerer Gliederung nicht durchgemacht haben; man könnte es also als aspondyl bezeichnen (Gaupp 1897).

Hinsichtlich der Visceralbogen meint Fürbringer, daß einmal Eumetamerie zwischen Kopfmyomeren und Kopfbranchiomeren bestanden, aus dieser sich aber eine bei den verschiedenen Vertretern der Cranioten ungleich entwickelte Dysmetamerie ausgebildet habe. Die ersten ursprünglich ebenfalls branchialen Visceralbogen haben sich sekundär in besonderer Weise umgebildet. Ob die knorpeligen Visceralbogen als Fortsatzbildungen am Neurocranium oder selbständig entstanden, bleibt unerörtert und, ebenso wie die Frage nach der Herkunft der präkranialen Skelettteile, einstweilen unentschieden.

In den Jahren seit dem Erscheinen des Fürbringer'schen Werkes ist eine Anzahl neuer, namentlich die occipitalen Somite und ihre Nerven betreffenden Thatsachen bekannt geworden, die hier und da im einzelnen die Fürbringer'schen Anschauungen modifizieren. Auch ablehnende Aeußerungen gegen die letzteren sind laut geworden. So hält Sewertzoff den Gegensatz zwischen dem chordalen und prächordalen Schädelabschnitt für durchgreifender als den zwischen dem Palaeo- und dem Neocranium und schreibt dem ganzen chordalen Abschnitte eine einstmalige metamere Segmentierung zu. Zugleich vindiziert er den ontogenetischen Einzelbefunden eine höhere Bedeutung und sieht von der Möglichkeit, daß die im Einzelfall zur Anlage kommenden Somite nicht mehr die ursprüngliche Vollzahl darstellen, ab. Es ist klar, daß dadurch seine vergleichende Bestimmung der hinteren Schädelgrenze vielfach anders ausfällt als bei Fürbringer. Vor ganz kurzer Zeit endlich hat Froriep seine frühere Auffassung, daß in der Querebene des Vagusaustrittes die Grenze zweier Schädelabschnitte gelegen sei, eines vorderen präspinalen (ungegliederten) und eines hinteren spinalen (gegliederten), auf Grund neuer Untersuchungen bei Torpedo dahin geändert, daß diese Grenze weiter vorn, am vorderen Ende des zur vollen Entwickelung kommenden Chordaabschnittes, zu suchen sei. Denn bis hierher vermochte F. in frühem Embryonalstadium Urwirbel nachzuweisen, während davor, entsprechend dem vordersten weichen und hinfälligen Chordateil, nur noch ein ungegliederter Mesoblastabschnitt folgt. Alle Kopfurwirbel (13 bei Torpedo) sind metotisch, da die Anlage der Ohrblase auf jüngstem Stadium über den vordersten Urwirbeln liegt. Später verschiebt sie sich kaudalwärts, aber in demselben Maße erfolgt eine Reduktion der Urwirbel von vorn her, eine Auflösung in Mesenchym, aus dem das Parachordale hervorgeht. Der präspinale Mesoblast ist ungegliedert und anfangs von geringer Ausdehnung (die 3 ersten van Wijhe'schen Somite sind nicht mit Urwirbeln auf eine Stufe zu stellen); später vergrößert er sich sehr beträchtlich und bildet auch die Matrix für sämtliche Visceralbogen, indem er unterhalb der Urwirbel kaudalwärts vorwächst. So kommt also jetzt auch Froriep dazu, die Basis des ganzen chordalen Schädelabschnittes als einen Teil anzusprechen, in dessen Bereich einmal Urwirbel lagen, der also möglicherweise selbst einmal gegliedert (spinal) war (was auch Gegenbaur 1887 aussprach); ihm würde das Gebiet der Orbito-temporal- und Ethmoidalregion, aber auch der ganze Visceralapparat als präspinal gegenüberstehen.

Bei der Divergenz der Angaben und Anschauungen, von denen ja hier nur ein kleiner Teil berührt wurde, kann von einem abschließenden Urteil hinsichtlich des Kopfproblems noch keine Rede sein. Hinsichtlich des Schädels, der eine viel spätere Bildung darstellt als der Kopf, stehen die Dinge wohl etwas günstiger, und die Fürbringer-sche oben ausführlich auseinandergesetzte Betrachtungsweise scheint mir die zu sein, die zur Zeit den beobachteten Thatsachen am meisten gerecht wird. Sie stellt das

neurale Cranium in der Ausdehnung, wie es die Cyclostomen besitzen, in einen Gegensatz zu den Teilen des Rumpfskelettes und läßt es sich sekundär aus den vordersten Teilen des letzteren vergrößern. Indem sie, von den Thatsachen der Gnathostomenontogenese ausgehend, einen Zustand des Craniums postuliert, dem der bei den Cyclostomen thatsächlich entspricht, zeigt sie die Verhältnisse bei den letzteren als nicht so abseits stehend, daß man mit ihnen gar nicht zu rechnen brauchte. Vielmehr wird die Frage berechtigt, ob nicht das, was die Cyclostomen zeigen, vielleicht noch in irgend einer anderen Hinsicht zur Klärung der theoretischen Vorstellungen in der hier behandelten Frage geeignet ist. Der Gedanke, der sich da aufdrängt, ist schon von Goette (1875) und van Wijhe (1889) ausgesprochen worden; es ist die Erwägung ob nicht überhaupt der Schädel älter ist als das Rumpfskelett. Bei Petromyzon ist im Ammocoetesstadium ein knorpeliges Kopfskelett bereits vorhanden, während Wirbelbogen in der Rumpfregion fehlen; das Gleiche ist der Fall bei der erwachsenen Myxine. Auch wenn man darin einen sekundären Reduktionszustand sieht, so bleibt zu bedenken, wie häufig die Reduktion ein Zurücksinken auf eine frühere Stufe bedeutet, so daß der reduzierte Zustand einen primitiven imitiert. Zum mindesten erscheinen beide Teile als gleichwertig einander gegenüberstehend, und damit muß es als möglich zugegeben werden, daß das ganze Unternehmen, den Gesamtschädel aus der Wirbelsäule abzuleiten und als Modifikation derselben zu erkennen, von irrtümlicher Voraussetzung ausging, worauf van Wijhe schon 1889 aufmerksam machte.

b) Weitere, das Palaeocranium betreffende Fragen. Bedeutung seiner Komponenten.

Es bleibt nun noch die Frage, ob der vor der Occipitalregion gelegene Abschnitt des Primordialcraniums, das Palaeocranium, an dem eine metamere Gliederung wahrscheinlich nie bestand, genetisch als eine ganz einheitliche Bildung anzusprechen ist, oder ob etwa hier irgend eine andere Gliederung, eine Zusammensetzung aus einzelnen Stücken irgend welcher Art, als der ursprüngliche Zustand betrachtet werden muß. Hierüber ist noch lange nicht die Einigung erzielt, die bezüglich der Occipitalregion, wenigstens von den meisten Seiten, anerkannt wird. Die Entwickelung des Palaeocraniums zeigt Vorgänge, die die Vorstellung, daß dieser Teil ursprünglich aus einzelnen selbständigen Stücken bestand, die erst sekundär miteinander verschmolzen, in Konkurrenz treten lassen mit der anderen, daß er von vornherein eine in sich zusammenhängende Knorpelkapsel bildete. Es ist also hier auch die Frage nach der Bedeutung der ontogenetisch selbständig auftretenden Komponenten des Knorpelschädels zu erörtern.

Daß bei der Bildung des Neurocraniums einzelne Partieen mit größerer Selbständigkeit auftreten, daß also ontogenetisch eine, bei den verschiedenen Wirbeltieren verschieden deutlich ausgeprägte Diskontinuität des Knorpelschädels zu konstatieren ist, ist zweifellos. Die theoretische Spekulation hat jene Teile auch als phylogenetisch selbständige Stücke (Elementarkomponenten, Sewertzoff) angesprochen und vor allem zweierlei Skelettelemente am Knorpelschädel auseinandergehalten: axiale Teile und Sinneskapseln. Diese Vorstellung ist schon alt; für die Ohrkapsel hat schon Rathke (1839) eine Sonderstellung postuliert (für das Os petrosum geschah das Gleiche sogar schon durch Oken), und mehrfach hat auch Huxley über jene Auffassung gehandelt (1858, 1864, 1874). Huxley weist auf die Sklerotikalknorpel hin, die selbständige Sinneskapseln repräsentieren, und stellt diesen die bei der Entstehung selbständigen Ohrkapseln an die Seite. Bezüglich der Nasenkapseln ist er allerdings sehr vorsichtig und hält es für besser, weitere Beweise für ihre einstige Selbständigkeit abzuwarten. So bleiben ihm von den Komponenten des Knorpelschädels nur die Ohrkapseln als „paraneurale“ Elemente übrig. Bestimmter hinsichtlich der Sinneskapseln ist Goette (1875); die Befunde bei Bombinator, wo die Nasenkapseln in der That eine deutliche Selbständigkeit der Entstehung zeigen, bestimmen ihn, Nasen- und Ohrkapseln mit den Sklerotikalknorpeln anf eine Stufe und damit als specifische Elemente den axialen Schädelteilen gegenüberzustellen. Eine kritische Nachprüfung und Erörterung erfuhr die Nasenkapselbildung bei den Anuren durch Born (1877). Born kam dabei zu dem Schluß, daß diese Selbständigkeit nur die Folge der langen Larvenperiode bei den Anuren mit den vielen provisorischen Bildungen, namentlich dem larvalen Kieferapparat, ist; schon bei den Urodelen entsteht das Nasenskelett in engerem Anschluß an die Trabekelhörner. Wie hierdurch die ursprüngliche Selbständigkeit der Nasenkapseln sehr zweifelhaft wurde, so geschah das Gleiche mit der Auffassung von der selbständigen Bedeutung der Ohrkapseln durch die Befunde von Stöhr. Stöhr konstatierte zwar, daß die Verknorpelung der Ohrkapsel bei Urodelen und Anuren selbständig am lateralen Bogengang beginnt, und daß erst nachträglich eine Vereinigung dieses periotischen Knorpels mit dem parachordal

entstandenen erfolgt, kommt aber dazu, das Gewebe, in dem jene periotische Verknorpelung auftritt, als Abschnitt des mesotischen (parachordalen) Gewebes zu betrachten. Eigene Untersuchungen führten mich (1893) dazu, schärfer die Thatsache zu betonen, daß mindestens bei den Amphibien die Ohrkapsel nur zum Teil von dem äußeren Bogengang aus verknorpelt, ihren medialen und ventralen Abschluß aber durch Knorpel erhält, der im Anschluß an das Parachordale entsteht, so daß jedenfalls von der selbständigen Bildung einer völlig geschlossenen Ohrkapsel nicht die Rede sein kann. Dagegen glaubte ich allerdings die medialwärts offene und der Ergänzung bedürftige periotische Kapsel in schärferen Gegensatz zu dem parachordalen Knorpel stellen zu müssen, als das von Stöhr geschah. Die Angaben, die Sewertzoff (1899) von den Verhältnissen bei den Selachiern macht, sprechen wieder zu Gunsten der Vorstellung, daß die Ohrkapsel nur eine specielle Anpassung der lateralen Schädelwand darstellt: die Ohrkapsel entsteht nach Sewertzoff bei Acanthias zuerst als tellerförmige laterale Verbreiterung des Parachordale. Hier scheint also (was allerdings sehr merkwürdig wäre!) nicht einmal die Verknorpelung eine selbständige zu sein. Unter diesen Umständen kann auch jetzt über die Bedeutung der Ohrkapseln als selbständiger Sinneskapseln etwas Bestimmtes noch nicht behauptet werden, wenn auch für diese Selbständigkeit manches spricht. Für die Nasenkapseln ist die Auffassung, daß sie lediglich besondere Anpassungen des vordersten Schädelabschnittes darstellen, dessen ursprüngliche Bedeutung dann in anderen Momenten (Wasserbrecher, Stütze des Kieferapparates) zu suchen wäre, die wahrscheinlichere.

Auch bei der Entstehung des axialen Schädelabschnittes läßt sich das Auftreten mehrerer selbständig scheinender Stücke feststellen. Zunächst ist hier der präoccipitale Teil des Parachordale jeder Seite zu nennen (wo der occipitale Teil desselben in Kontinuität mit dem präoccipitalen auftritt, ist das als sekundär abgekürzter Entwickelungsmodus aufzufassen). Stellen die präoccipitalen Abschnitte der Parachordalia selbständige morphologische Elemente dar? Hatschek meint es (1892), indem er aus dem Verhalten bei Petromyzon folgert, daß sie dorsale Stücke von Kiemenbogen darstellen. Sewertzoff (1892) widerspricht dem auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Thatsachen (siehe Cyclostomen). Ganz unklar ist vorläufig, ob den beiden Abschnitten des Parachordale, die bei Amphibien und Teleostiern als mesotischer Knorpel und Balkenplatte beschrieben sind, selbständige Bedeutung zukommt. Im prächordalen Schädelabschnitt sind es vor allem die Trabekel, die als selbständige Elemente in der Ontogenese auftreten. Ueber ihre morphologische Bedeutung sind mehrere grundverschiedene Ansichten geäußert worden. Nach der einen (Huxley 1874) stellen sie ein Visceralbogenpaar dar — man hat sie in der Folge (Parker) direkt als präorale Kiemenbogen bezeichnet. Auch in neuester Zeit findet diese Vorstellung wieder Anhänger (Hatschek, Kupffer 1893, J. B. Platt, Howes and Swinnerton). Eine diametral entgegengesetzte Anschauung vertrat Goette (1875): danach sind die Trabekel als basalwärts niedergelegte Wirbelbogen aufzufassen. Gegen beide Vorstellungen hat sich sehr entschieden schon Kölliker (1879) ausgesprochen, der überhaupt die selbständige Bedeutung der Trabekel bestreitet unter Hinweis darauf, daß derartige Gebilde bei Säugern und dem Menschen gar nicht abgrenzbar sind. Ich selbst habe mich mehrfach ebenfalls (zuerst 1893) dagegen ausgesprochen, den Trabekeln eine besondere morphologische Bedeutung zuzuerkennen. Indem ich mich auf den Boden der Grundanschauung stelle, die Huxley im Jahre 1858 aufgestellt hat und die schließlich auch die Anschauung der meisten neueren Forscher ist, daß die knorpelige Schädelkapsel ein Gebilde per se repräsentiere, hervorgegangen aus einer Verknorpelung des Bindegewebes in der Umgebung des Gehirns, betrachte ich die Trabekel nur als die zuerst und immer verknorpelnden Partieen des Primordialcraniums, deren Konstanz in der Wirbeltierreihe sich dadurch erklärt, daß sie die ersten Repräsentanten einer stützenden Basis im vorderen Schädelabschnitt sind. Neuerdings schreibt Sewertzoff (1899 und 1900) auch dem Seitenwandknorpel der Orbito-temporalregion eine selbständige morphologische Bedeutung (als „Elementarkomponente" des Craniums) zu, mit Rücksicht auf die Thatsache, daß derselbe selbständig, d. h. nicht in unmittelbarer Kontinuität mit der Trabekel, verknorpelt. (Die Thatsache an sich ist durch Goette für alle Gnathostomen betont, durch Salensky für Acipenser, durch mich selbst für Rana, durch J. B. Platt für Necturus, durch Sewertzoff für Acanthias festgestellt worden.) Der Umstand, auf den Sewertzoff aufmerksam macht: daß bei Acanthias jener selbständige Seitenwandknorpel sich in Zusammenhang mit der Augenmuskulatur entwickelt, könnte als Stütze dafür genommen werden, daß in der That der Knorpel einmal als selbständiges Gebilde auftrat, doch trage ich einstweilen Bedenken, mich dieser Anschauung anzuschließen. Bei Cyclostomen entsteht, soweit bekannt, die orbito-temporale Schädelseitenwand in Kontinuität mit der Trabekel.

Bei den ungenauen und lückenhaften Kenntnissen, die wir bisher über die Ontogenese des Primordialcraniums besitzen, erscheint es jedenfalls angebracht, mit allgemeinen Schlüssen aus Einzelbefunden vorsichtig zu sein. Wenn man beachtet, wie z. B. in der Occipitalregion, in der das Knorpelbildungsmaterial verschiedenen Quellen entstammt und wohl auch phylogenetisch früher metamere Skelettelemente hervorbrachte, doch einheitlich verknorpelt, ohne bei der Verknorpelung die ursprüngliche Gliederung zu repetieren, wenn man ferner sieht, wie verschieden sich die Verknorpelungsprozesse an den Balken und dem präoccipitalen Teil der Basalplatte abspielen, wenn man endlich findet, daß ein Skelettstück ganz selbständig verknorpeln kann, das bei anderen Formen als Fortsatzbildung an einem anderen Element, in Kontinuität mit diesem letzteren, entsteht (Proc. ascendens palatoquadrati bei den Sauriern einerseits, bei den Amphibien andererseits), so ist ein Mißtrauen gegenüber der phylogenetischen Verwertbarkeit eines bestimmten Verknorpelungsmodus nur zu begründet. Daß das Chondrocranium sich innerhalb des Wirbeltierstammes bildete, kann wohl als sicher behauptet werden. Schon in der niedersten uns bekannten Form (bei den Cyclostomen) stellt sein neuraler Abschnitt eine in sich zusammenhängende, das Gehirn, Geruchs- und Gehörorgan umgebende, lückenhafte Kapsel dar, und ebenso präsentiert es sich bei den anderen Wirbeltieren in embryonaler Zeit auf der Höhe seiner Ausbildung. Ein Wirbeltier, in dem es in ausgebildetem Zustande aus einzelnen Stücken bestände, ist nicht bekannt. Die Möglichkeit, daß einzelne Skelettelemente ursprünglich selbständig auftraten und erst sekundär zu einem Continuum verschmolzen, und daß auch der chordale und der prächordale Teil des Palaeocraniums einmal unabhängig voneinander waren, muß zugegeben werden, aber auch die Ansicht läßt sich vertreten, daß das Knorpelcranium von vornherein als ein Continuum entstand, anfangs vielleicht als ein unvollständiges von weiten Oeffnungen durchbrochenes Gerüst (wie auch ontogenetisch vielfach das Anfangsgerüst sehr lückenhaft ist und erst nachträglich durch Einengung der Lücken geschlossenere Wände erhält), aber doch in sich zusammenhängend. Den Ohrkapseln ist vielleicht noch am ehesten eine selbständige Bedeutung zuzuschreiben.

Zum Schluß mag aber auch hier darauf hingewiesen sein, daß alle Teile des Knorpelschädels weitgehende Umbildungen erfahren können, wodurch häufig die ursprünglichen Beziehungen geändert werden. Das ist beim Gebrauch der von formalen und funktionellen Beziehungen abgeleiteten Bezeichnungen, Basalplatte, Ohrkapsel, Nasenkapsel u. s. w. zu beachten: sie bedeuten nicht immer morphologisch gleichwertige Teile (siehe z. B. über die Ohrkapsel p. 583).

c) Schicksal des Primordialcraniums in der Gnathostomenreihe.

Positivere Angaben lassen sich machen über den Charakter der Veränderungen, die das Primordialcranium in der Reihe der Gnathostomen, von den Selachiern an aufwärts, durchmacht. Eine sehr wichtige Veränderung, die Angliederung neuer spinaler Skelettelemente an die Occipitalregion des neuralen Craniums, wurde schon oben in einem speciellen Abschnitt behandelt. Aber auch die anderen Regionen des neuralen Craniums sowie die Elemente des Visceralskelettes zeigen in ihrer speciellen Gestaltung und Ausbildung recht beträchtliche Verschiedenheiten. Soweit es möglich ist, dieselben jetzt schon zu überblicken, kommen wesentlich drei Kategorieen von Erscheinungen zur Beobachtung: Reduktion, progrediente Entwickelung, Umformung (Gaupp 1901).

Die Reduktionen zeigen sich vor allem in der Lückenhaftigkeit, die die Primordialkranien verschiedener Wirbeltiere auch auf dem Zustande höchster Ausbildung darbieten. Die verbreitetste Defektbildung des Neurocraniums findet sich an der Decke des Cavum cranii: nur bei einigen niederen Fischen kommt ein vollständiges knorpeliges Dach der Schädelhöhle zur Ausbildung, während dasselbe bei höheren Formen meist nur auf einen schmalen Deckenabschnitt der Labyrinthregion (Tectum synoticum) beschränkt bleibt oder selbst ganz unterdrückt wird. Auch die Schädelbasis zeigt häufig Lückenbildungen (Fenestra basicranialis posterior im chordalen, Fen. basicranialis anterior im prächordalen Abschnitt; beide können zusammenfließen). Die Schädelseitenwand kann besonders in der Orbito-temporalregion ausgedehnte Lücken darbieten, ja fast völlig verschwinden (Säuger); in der Labyrinthregion kommt die mediale Ohrkapselwand manchmal nicht zur Ausbildung (Ganoiden und Teleostier), die Wände der Nasenkapseln können ausgedehnte Defekte aufweisen. — Da wir über den phylogenetischen Zusammenhang der Formen, sowie über das ursprüngliche Aussehen des Knorpelschädels nur ungenügend informiert sind, so läßt sich im einzelnen nicht immer sagen, ob jenen Defektbildungen der Charakter von phylogenetischen Reduktionen zuzuschreiben ist, die an einem früher vollständigeren Zustand einsetzen, oder ob nicht primitive Ver-

hältnisse vorliegen; in vielen Fällen handelt es sich aber ganz zweifellos um Reduktionen, ja, gelegentlich läßt sich der Vorgang der Reduktion noch bis in die Ontogenese hinein verfolgen: indem an manchen Stellen die vorknorpelige Anlage ausgedehnter ist als die später an ihre Stelle tretende Knorpelpartie.

Eine andere Art, wie sich die Reduktion äußern kann, ist z. B. das Auftreten einer einzigen Oeffnung (für Nerven u. s. w.) statt zweier, was oft auf Unterdrückung der ursprünglich trennenden Brücke zurückzuführen ist, u. a. Im Gebiete des visceralen Abschnittes des Chondrocraniums sind Reduktionen ebenfalls in großem Umfange zu konstatieren; sie betreffen die Ausbildung aller Teile desselben, äußern sich hier aber nicht in Fensterbildungen, sondern in völligem Fortfall ganzer Stücke oder Ablösung solcher von dem Mutterboden.

Der Grund für solche Reduktionen kann in verschiedenen Momenten gegeben sein, und man muß sich auch hier hüten, alles nach einem Schema beurteilen zu wollen. So können gegen das Knorpelskelett andrängende Weichteile dasselbe in seiner Ausbildung hemmen und phylogenetische Reduktionen veranlassen (so das sich vergrößernde Gehirn); auch Momente, die sich einer genaueren Analyse bisher entziehen, können in Frage kommen (so scheint bei den Anuren, die auf eine Verkürzung des Gesamtkörpers hinzielende Tendenz auch am Schädel wirksam zu sein und außer der Verkürzung der Occipitalregion auch den Zusammenfluß mancher Nervenlöcher zur Folge zu haben); bei weitem der häufigste Grund für eine mangelhafte Ausbildung des Primordialcraniums, speciell für Lückenbildungen ist aber wohl das Auftreten der Knochen, die ihrerseits einen viel besseren und festeren Schädel zu bilden vermögen als das Chondrocranium. Daher finden sich häufig Fensterbildungen im Chondrocranium unter Deckknochen, aber auch wo die Knochen nicht direkt dem Knorpelschädel aufliegen, sondern in größerer Entfernung von diesem auftreten, können sie eine Entwertung des letzteren und damit seine lückenhafte Ausbildung zur Folge haben. Der Umstand, daß bei den Selachiern, wo noch keine Knochen bestehen und bei den Knorpelganoiden, wo dieselben zum erstenmal mit dem Knorpelschädel in Konkurrenz treten, der letztere am vollständigsten und kräftigsten ist, redet dieser Auffassung das Wort. Vielfach läßt sich dabei erkennen, daß Nerven und sonstige Oeffnungen des Chondrocraniums die Stellen sind, von denen phylogenetisch Fenestrationen mit Vorliebe ausgehen (Sagemehl). Manche Autoren scheinen zu meinen, daß die Vorgänge der Reduktion sich alle noch in der Ontogenese einer Einzelform abspielen müßten, daß also beispielshalber eine fenestrierte, in einzelne Spangen aufgelöste Wand nur dann als Reduktionsbildung gedeutet werden dürfe, wenn sie in der Ontogenese erst solide gebildet würde und dann in ihr durch Materialschwund die Lücken aufträten. Mit demselben Rechte könnte man verlangen, daß in der Ontogenese der Schlangen die Extremitäten erst zur vollen Entwickelung kommen und dann wieder verkümmern sollten, um die Ableitung der Schlangen von Extremitäten besitzenden Formen für bewiesen anzunehmen. Es kommt gewiß vielfach vor, daß bereits gebildete Knorpelteile in der Ontogenese wieder zu Grunde gehen, und daß somit auch embryonal Fenestrierungen einer vorher einheitlichen Wand auftreten; daraus folgt aber nicht, daß das immer so sein muß. Es liegen genug Beweise dafür vor, daß die Knorpelbildung auch von vornherein unterdrückt, und daß auch ein Spangengerüst, das von vornherein als solches auftritt, als Rest einer früher einheitlichen Wand zu betrachten, sein kann. Dabei können die Spangen selbst von einer bestimmten Stelle aus vorwachsen und so die als Lücken erhalten bleibenden Partieen geradezu umwachsen.

Neben den Reduktionserscheinungen lassen sich solche progredienter Entwickelung erkennen. Sie betreffen einzelne Teile des Knorpelschädels und sind selbst bei den Säugern noch zu konstatieren, deren Primordialcranium somit gar nicht in allen Teilen etwa das reduzierteste darstellt. Beispiele bieten das Ethmoidalskelett, die Ala temporalis, das Tectum synoticum, manche Partieen der Ohrkapsel der Säuger u. a. Sie zeigen, daß man nicht von einer Entwickelungskurve des gesamten Chondrocraniums sprechen kann, sondern daß die einzelnen Abschnitte ihre besondere Entwickelung unter der Einwirkung besonderer Faktoren durchmachen. Das hängt zusammen mit der Bedeutung, die das Chondrocranium in der Embryogenese besitzt. Hierauf, wie auf die wichtige Konsequenz, daß reichlichere Ausbildung von Knorpel nicht ohne weiteres als Ausdruck tieferer phylogenetischen Stellung anzusehen ist, wurde bereits S. 593 hingewiesen.

Endlich läßt das Chondocranium zahlreiche Umbildungen einzelner Partieen bei den verschiedenen Wirbeltierformen erkennen, die auf eine sehr weitgehende formale Anpassungsfähigkeit des chondroblastischen Materials, aus dem jenes sich aufbaut, schließen lassen. Solche Umformungen sind in allen Regionen des neuralen Craniums zu konstatieren und können auch dazu führen, daß die ursprünglichen Beziehungen der Skelettabschnitte verwischt erscheinen.

Bei Teleostiern wird (nach SAGEMEHL) ein Teil der Occipitalregion zur Bergung des Labyrinthes herbeigezogen, bei Amnioten, speciell bei den Säugern, erfährt ein Teil der Basalplatte eine entsprechende Umgestaltung, zur Bergung des Ductus cochlearis. In der Orbito-temporalregion bietet die Ausbildung des Septum interorbitale bei Teleostiern und Amnioten (namentlich den Vögeln) ein besonders drastisches Beispiel für die Beeinflussung des Knorpelskelettes durch die umliegenden Organe (Augen). Das Ethmoidalskelett zeigt solche in sehr großer Mannigfaltigkeit, bedingt durch die sehr vielgestaltigen Ausbildungen der Geruchsorgane. Endlich äußert aber, wie selbstverständlich, auch das Gehirn einen sehr wesentlichen Einfluß auf die Gestaltung des Primordialschädels, bedingt Umformungen neben Reduktionen und Neubildungen, so daß selbst das Cavum cranii durchaus keine konstante Größe in der Wirbeltierreihe darstellt (s. Säuger).

Alle die kurz berührten Vorgänge sind Beweise für die formale Abhängigkeit des Skelettmaterials von den auf dasselbe wirkenden Einflüssen; sie zeigen, daß zwischen Material und Form zu unterscheiden und daß ein Verständnis der verschiedenen Bildungen ohne Berücksichtigung der Weichteile und sonstigen auf das Skelett wirkenden Momente nicht zu erlangen ist.

d) Die Geschichte der Gehörknöchelchen.

Zu den interessantesten Fragen auf dem Gebiete der Schädelmorphologie gehört die nach der Herkunft und Geschichte der Gehörknöchelchen, d. h. der Skelettelemente, die als Teile der mittleren Ohrsphäre die Schallzuleitung zu dem inneren Ohr besorgen. Wir haben es hier mit einem Apparat zu thun, der, funktionell überall dem gleichen Zwecke dienend, doch morphologisch in sehr verschiedener Weise zusammengesetzt ist. Amphibien, Sauropsiden und Säuger repräsentieren die drei Gruppen, bei denen er sich findet, und jede derselben läßt einen ganz besonderen Typus seiner Ausbildung erkennen.

In seiner einfachsten, vor allem bei vielen Urodelen anzutreffenden, Form wird er repräsentiert durch eine einfache Knorpelplatte, die die Fenestra vestibuli der Ohrkapsel verschließt, das Operculum. Auf einer höheren, ebenfalls bei Urodelen zu findenden Ausbildungsstufe erscheint die Platte verbunden mit einem kurzen Stiel, dessen freies Ende in verschiedener Weise mit dem Palatoquadratum verbunden ist, meist an dieses anstößt. Der Umstand, daß der Stiel in einigen Fällen über, in anderen unter dem N. facialis verläuft, läßt den Schluß zu, daß es sich nicht immer um die morphologisch gleichwertige Bildung handelt. Die Apoden schließen sich den Urodelen an. Die höchste Ausbildung endlich findet sich bei Anuren: mit dem Operculum ist durch Bindegewebe ein selbständiges Stäbchen, Plectrum, verbunden, dessen distales Ende in ein besonderes unter der Haut gelagertes Trommelfell eingelassen ist. Die Ausbildung einer geräumigen Paukenhöhle steht in engster Verknüpfung mit jener Einrichtung.

Der geschilderte Apparat der Amphibien, mag er aus einem einfachen Operculum, einem Operculum mit Stiel oder aus Operculum und Plectrum bestehen, heiße Columella auris (s. p. 583). Die Entwickelungsgeschichte hat über seine Herkunft bisher nur ergeben, daß er in engstem Zusammenhang mit der Ohrkapsel entsteht, so daß die nüchterne, nicht durch andere Erwägungen beeinflußte Beurteilung der ontogenetischen Vorgänge nur dahin gehen kann, daß die Columella der Amphibien labyrinthären Ursprungs ist. Höchstens könnte dem äußersten Ende des Stieles bei Apoden und dem des Plectrums bei Anuren eine gewisse Sonderstellung eingeräumt werden: es scheint — ist aber nicht völlig bewiesen — daß an seiner Bildung Material Anteil hat, das vom Palatoquadratum stammt. Worauf aber besonders Wert gelegt werden muß, ist, daß bisher noch bei keinem Amphibium ein genetischer Zusammenhang der Columella mit dem Hyalbogen nachgewiesen wurde. Was die Aneinanderreihung der einzelnen Amphibieneinrichtungen aneinander anlangt, so ist es sehr fraglich, ob das einfache Operculum den Ausgangszustand repräsentiert; das Operculum mit an das Quadratum stoßendem Stiel scheint das ursprünglichere zu sein, und der Gedanke liegt nahe, daß die Columella in dieser Form die Hyomandibula der Fische repräsentiert, die ebenfalls zwischen der Ohrkapsel und dem Palatoquadratum liegt. Man könnte sich vorstellen, daß ein wie die Hyomandibula angeordnetes Skelettstück bei einem terrestrischen Wirbeltier Erschütterungen des Bodens, dem das Tier mit dem Mundhöhlenboden aufliegt, vom Quadratum aus aufnahm und weiter zur Ohrkapsel leitete und dadurch den Anstoß gab zur Enstehung einer Fenestrierung der Ohrkapsel an der Anlagerungsstelle (Fenestra vestibuli). Daß das Plectrum der Anuren einen selbständig gewordenen und mit seinem distalen Ende verlagerten Stilus darstellt, ist wohl sehr wahrscheinlich.

Gegenüber diesem Amphibientypus steht der Sauropsidentypus des schallleitenden Apparates. Im Zustand voller Ausbildung, wie ihn z. B. die meisten Saurier

zeigen, wird er durch eine Columella hergestellt, die mit ihrem medialen Ende die Fenestra vestibuli verschließt, mit dem lateralen in ein Trommelfell eingelassen ist. Aber diese Columella zeigt eine wichtige Besonderheit: eine Zusammensetzung aus zwei Teilen, von denen der mediale, ossifizierte den Namen Stapes, der laterale, stets knorpelig bleibende die Bezeichnung Extracolumella (GADOW) erhalten hat. Die Art der Verbindung beider Teile schwankt von wahrer Gelenkbildung bis zu kontinuierlicher Verschmelzung. In der speciellen Ausgestaltung beider Teile zeigen die einzelnen Sauropsidenformen Verschiedenheiten, aber der geschilderte Grundplan ist der gleiche, wofern nicht, was in manchen Gruppen beobachtet wird, Reduktionserscheinungen vorliegen, Rückbildung der schallleitenden Einrichtungen in Zusammenhang mit bestimmten Besonderheiten der Lebensweise.

Wie im Aufbau, so zeigt der geschilderte Apparat auch in der Genese bei allen Sauropsiden eine wichtige Uebereinstimmung: den embryonalen Zusammenhang der Columella mit dem Zungenbeinbogen, und der hyale Ursprung der Sauropsidencolumella ist denn auch von verschiedenster Seite ausgesprochen worden. So geschah es schon durch REICHERT (1837) für die Columella der Vögel, durch RATHKE (1839) für die Columella der Schlangen. Als dann der labyrinthäre Ursprung der Amphibiencolumella so viel Wahrscheinlichkeit gewann, glaubte C. K. HOFFMANN (1889) eine Vermittelung herstellen zu können, indem er die ontogenetischen Bilder bei Lacerta, die das Zungenbeinbogenblastem frühzeitig durch die Columellaanlage in das Ohrkapselblastem übergehend zeigten, dahin deutete, daß der mediale Teil der Sauropsidencolumella (der Stapes) labyrinthären, der laterale Teil (die Extracolumella) aber hyalen Ursprunges sei. Ich selbst habe mich anfangs (1892, 1898) ebenfalls für diese Anschauung ausgesprochen, dann aber auf Grund erneuter Untersuchung (1899) es für wahrscheinlicher erklärt, daß die ganze Columella, wie es REICHERT und RATHKE wollten, hyalen Ursprunges sei, und daß nur ihr Bildungsgewebe sehr früh innig mit dem Ohrkapselblastem verschmilzt, so als dessen Fortsetzung erscheinend. Zu der gleichen Auffassung ist neuerdings VERSLUYS (1903) in einer besonderen ausführlichen Untersuchung gekommen. Für den Vergleich der Columella der Sauropsiden mit der der Amphibien habe ich aber zugleich auf ein anderes Moment aufmerksam gemacht, das Beachtung verdient: den Verlauf der Chorda tympani. Bei den Amphibien besitzt das Homologon dieses Facialiszweiges, der N. mandibularis internus, keine näheren Beziehungen zur Ohrcolumella; bei den Sauriern aber, und prinzipiell ebenso bei allen Sauropsiden, tritt die Chorda, nachdem sie den Stamm des Facialis kaudal von der Columella verlassen hat, auf ihrem vorwärts gerichteten Verlauf über den lateralen Abschnitt der Columella (die sog. Extracolumella) hinweg. Daraus zog ich den Schluß, daß zu der Columella, die bereits bei den Amphibien besteht, bei den Sauropsiden (zunächst bei den Sauriern) ein neues dem Zungenbeinbogen entstammendes Skelettstück (Extracolumella) hinzugekommen sei. Daß das innere Stück der Sauropsidencolumella aus der Columella der Amphibien hervorgegangen ist, scheint mir eine aus der ganzen Anordnung der Teile sich ergebende Folgerung zu sein. Dem Einwand, daß bei den Amphibien der Zusammenhang der Columella mit dem Hyalbogen noch nicht nachgewiesen wurde, kann begegnet werden durch den Hinweis darauf, daß auch bei Schildkröten und Krokodilen dieser Zusammenhang noch nicht festgestellt ist, daß ferner bei den Rochen zwischen dem als Hyomandibula gedeuteten Skeletteil und dem Hyale ein Zusammenhang ebenfalls nicht besteht, endlich daß bei den Amphibien infolge der eingeschobenen Larvenperiode der Hyalbogen zunächst seine Lage weiter vorn am Kopfe erhält, als dem definitiven Zustand entspricht. Es wäre ja denkbar, daß dadurch schon sehr frühzeitig die Anlage der Columella von der des übrigen Hyalbogens abgetrennt würde. Doch sind auch andere Möglichkeiten nicht ausgeschlossen. Jedenfalls hat die Vorstellung, daß das innere Stück der Sauropsidencolumella mit der Columella der Amphibien gar nichts zu thun habe, sondern eine Neuerwerbung sei, so viel Unwahrscheinlichkeit, daß man wohl von ihr absehen kann. Wie sich diese Schwierigkeiten lösen werden, ist vorläufig nicht abzusehen.

Einen dritten, gänzlich anderen Typus des schallleitenden Apparates zeigen endlich die Säuger. Hier besteht die schallleitende Kette aus drei Knochen, dem Stapes, Incus und Malleus, von denen genetisch der Stapes dem Hyalbogen, Incus und Malleus dem Mandibularbogen angehören. In dem Stapes ist meiner Auffassung nach nicht die ganze Sauropsidencolumella, sondern nur deren innerer Abschnitt zu sehen, während Incus und Malleus nach der schon von REICHERT ausgesprochenen und seitdem zwar mehrfach bestrittenen, aber noch viel häufiger bestätigten Anschauung dem Quadratum und dem Articulare der Sauropsiden entsprechen. Der Proc. anterior (Folii) des Malleus, der als Deckknochen am MECKEL'schen Knorpel entsteht, ist vielleicht das Angulare der Sauropsiden, das mit dem Articulare verwachsen ist. Nach dieser Vorstellung sind also zwei Skelettstücke, die bis herauf

zu den Sauropsiden dem Kieferapparate angehören, unter Wechsel ihrer Funktion in den Dienst des Gehörorganes getreten. Eine Konsequez dieser Anschauung ist, daß das Kiefergelenk der Säuger dem der niederen Vertebraten nicht homolog ist, sondern eine Neubildung darstellt, ein sekundäres Kiefergelenk, das zwischen Dentale und Squamosum entsteht, im Gegensatz zu dem primären Quadrato-articulargelenk. Mangelt es bisher auch noch an vergleichendem Material, um eine genügende Einsicht in die bei diesen merkwürdigem Wechsel der Anordnung und Verwendung der Teile anzunehmenden Vorgänge zu gewinnen, so kann doch an der Richtigkeit der genannten Homologieen als solcher kaum ein Zweifel sein.

Etwas leichter als die Ablösung des primären Kiefergelenkes durch das sekundäre läßt sich die verschiedene Zusammensetzung der schalleitenden Kette, die ja vom funktionellen Standpunkte aus ebenfalls große Schwierigkeiten für das Verständnis darbietet, begreiflich machen. Es darf freilich nicht der ausgebildete, durch ein Trommelfell charakterisierte Zustand bei Sauropsiden zum Ausgang genommen werden: eine „Einwanderung" des Quadratum und des Articulare in das Sauropsidentrommelfell hinein wäre in der That unverständlich. Es ist aber meiner Ansicht nach auch gar nicht das terminale Ende der ganzen Sauropsidencolumella, an das sich das Quadratum (als Incus) bei den Säugern anschließt, sondern das distale Ende des inneren Abschnittes, während der äußere Abschnitt (die Extracolumella) bei den Säugern in andere Verwendung übergeführt wird. Der Säugerzustand muß an einen primitiveren angeschlossen werden, wie deren in der That fixiert sind. Schon von mehreren Forschern ist die Ansicht geäußert worden, daß die incudo-stapediale Verbindung der Säuger auf eine ältere Verbindung des Quadratums mit der Ohrcolumella zurückzuführen ist, wie sie z. B. bei Amphibien vielfach vorkommt. Neuerdings geschah dies besonders durch GEGENBAUR (1898), der auch darauf hinweist, daß schon bei Apoden eine Gelenkverbindung zwischen der Columella und dem Quadratum besteht. Die Aehnlichkeit, die in diesem Punkte zwischen Säugern und Amphibien waltet, ist sogar als eins der Momente aufgeführt worden, das für die Amphibienabstammung der Säuger sprechen soll (KINGSLEY 1900). Indessen fehlen Verbindungen zwischen der Columella und dem Quadratum auch bei den Reptilien nicht, und bei den weitgehenden Uebereinstimmungen zwischen dem Reptilien- und Säugerschädel, denen ebenso weitgehende Unterschiede zwischen dem Amphibien- und Säugerschädel gegenüberstehen, ist es begründeter, als Ausgang für die Verhältnisse bei den Säugern primitive Reptilien anzunehmen, bei denen noch Zustände herrschen, die den bei Amphibien vorhandenen ähnlich waren, und bei denen noch kein ausgebildetes Trommelfell bestand. Welche speciellen Formen hier in Betracht kommen, entzieht sich allerdings bisher der Kenntnis.

Zusammenfassend habe ich mich in einem ausführlichen Aufsatz vor einigen Jahren dahin ausgesprochen, daß die Trommelfellbildungen, wie wir sie bei Anuren, Sauropsiden und Säugern finden, nicht unmittelbar aneinander anzuschließen sind, sondern als Parallelbildungen betrachtet werden müssen, die sich selbständig zur definitiven Vollendung ausgebildet haben, von einem gemeinsamen indifferenten Ausgangszustand aus, in dem zwar eine Paukenhöhle bestand, das zwischen ihr und der Haut gelegene Substanzgebiet aber noch nicht zu einer schwingungsfähigen Membran verdünnt war. Für diese Auffassung spricht nicht nur das, was die Ontogenese des Trommelfelles lehrt, sondern auch die Verschiedenheit der Einschlüsse, die sich bei den verschiedenen Wirbeltieren in ihnen finden. Zu einer ähnlichen Vorstellung ist auf Grund anderer Momente neuerdings (1903) auch DRÜNER gelangt.

Bei dieser Auffassung drängt sich eine naheliegende Frage auf, nämlich die, wo bei den Säugern die Extracolumella der Sauropsiden zu suchen ist. Auch diese Frage habe ich 1899 beantwortet, und zwar dahin, daß einer der Abschnitte des Proc. styloideus der Säuger, der ja seine Entstehung auch dem Zungenbeinbogen verdankt, hierfür in Betracht komme. Ich ließ es dabei dahingestellt sein, ob hierfür wirklich der oberste Abschnitt des Proc. styloideus der Säuger, der als Laterohyale oder Intercalare eine gewisse Selbständigkeit besitzt, in Betracht komme, und nicht vielmehr ein weiter distal folgender Teil des REICHERT'schen Knorpels. Die Berechtigung dieses Zweifels wurde bestätigt durch einen Befund, den ich bald darauf machte (1900): daß der sog. Proc. paroticus der Saurier, der scheinbar einen Teil der Ohrkapsel darstellt, offenbar einen Teil des Zungenbeinbogens repräsentiert und einem der Abschnitte des Proc. styloideus der Säuger zu vergleichen sei. Diese Auffassung ist seitdem von VERSLUYS bestätigt worden, der geradezu den Proc. paroticus dem Intercalare (Laterohyale) der Säuger homologisiert und ihn dementsprechend benennt. Mit diesen Feststellungen ist nun allerdings die Frage nach dem Verbleib der Sauropsiden-Extracolumella bei den Säugern noch nicht erledigt, die Thatsachen sprechen aber dafür, daß die von mir begründete Auffassung der Sauropsidencolumella und ihres Verhältnisses zur Amphibiencolumella einerseits sowie zum Säugerstapes andererseits sich in richtigen Bahnen bewegt.

Die hier vorgetragene Anschauung wird in sehr vielen Punkten bestritten. Fast allgemein ist allerdings die Vorstellung, daß der schalleitende Skelettapparat monophyletischen Ursprungs ist, daß die einzelnen Formen, in denen er auftritt, aneinander anzuschließen sind, daß somit auch die Fenestra vestibuli durch die ganze Reihe von den Amphibien bis zu den Säugern dieselbe Bildung darstellt (Widerspruch nur bei Drüner, s. u.). Aber auch auf dem Boden dieser Anschauung sind viele einander widersprechende Vorstellungen geäußert worden und zum Teil noch verbreitet. Zunächst ist in der Stapes-Columella-Frage noch manches ungeklärt. Der ontogenetische Zusammenhang des Operculum und des Plectrum der Amphibien mit der Ohrkapsel, der schon lange bekannt ist (Huschke 1824, besonders aber Rathke 1832) ließen in beiden Elementen labyrinthäre, der Ohrkapselwand entstammende Stücke sehen; von anderer Seite wurde nur für das Operculum die labyrinthäre, für das Plectrum der Anuren aber eine hyale Herkunft behauptet (Parker 1871). Selbst das Operculum in seiner einfachen Form, wie es bei Urodelen auftritt, ist, trotzdem ontogenetisch eine Entstehung vom Zungenbeinbogen aus noch nicht beobachtet wurde, doch als eine hyale Bildung angesprochen worden (Wiedersheim, Witebsky, J. B. Platt). Der Gedanke an die Hyomandibula der Fische sowie an die Befunde bei Sauropsiden waren hierbei wohl ausschlaggebend. Auf der anderen Seite haben aber auch wieder die Befunde bei den Amphibien offenbar ihren Einfluß bei der Erforschung der Sauropsidenzustände geäußert. Reichert kam zwar zu dem Schluß, daß die ganze Sauropsidencolumella hyalen Ursprungs sei, und diese Vorstellung wurde in der Folgezeit und wird auch jetzt noch von den meisten Forschern geteilt, C. K. Hoffmann dagegen (1889) erklärte nur ihren äußeren Abschnitt für hyal (Hyostapes), den inneren dagegen für labyrinthär. Ganz das Gleiche zeigt sich beim Stapes der Säuger: auch dieser wurde von Reichert für ein Derivat des Zungenbeinbogens erklärt, alsdann als rein labyrinthär und endlich als halb-labyrinthär, halb-hyal aufgefaßt (Gradenigo, v. Noorden). Zweifellos spielt bei diesen Schwankungen in der Beurteilung der Funde der Gedanke an das Amphibienoperculum, das sich bisher nur als labyrinthäre Bildung ergeben hat, hinein. Noch ein anderer, die Sauropsidencolumella und den Säugerstapes betreffender Punkt ist kontrovers. Von den Meisten wird die ganze Sauropsidencolumella mit der Amphibiencolumella verglichen, während ich selbst, hauptsächlich auf Grund des Verhaltens der Chorda tympani, die Anschauung vertrete, daß die Extracolumella, d. h. der äußere Abschnitt der Sauropsiden erst bei diesen hinzugekommen ist. In weiterer Verfolgung dieses Punktes kam ich zu dem Schluß, daß der Stapes nicht, wie Reichert und nach ihm die meisten angenommen, der gesamten Sauropsidencolumella homolog sei, sondern nur deren innerem Abschnitt, ein Gedanke, der schon von Killian (1890) geäußert wurde.

Nicht minder widerspruchsvoll sind die Anschauungen bezüglich der Hammer-Amboß-Frage, mit der die nach der Natur des Kiefergelenkes der Säuger aufs innigste verknüpft ist. Der Nachweis, daß Hammer und Amboß der Säuger Derivate des Kieferbogens sind, stammt von Reichert, und von diesem ist auch (1838) die Homologie: Incus = Quadratum, Malleus = Gelenkstück des Unterkiefers niederer Vertebraten, zuerst ausgesprochen worden. Auf dem Boden dieser Anschauung stehen fast alle, die die Dinge wirklich an Säugerembryonen untersuchten, unter anderen Bruch, Huxley (1858, 1864), Gegenbaur, Kölliker, Parker (von 1885 an), Salensky, Rabl, Gradenigo, Baumgarten, Dreyfuss, Zondek, Broman, ich selbst. Nur vorübergehende Bedeutung hat die von Huxley (1869) stammende und von Parker (1871, 1874, 1877) modifizierte Vorstellung gehabt, daß nur der Malleus dem Kieferbogen entstamme (homolog dem Quadratum), der Incus dagegen dem Zungenbeinbogen (= Suprastapediale der Sauropsidencolumella). Parker selbst hat 1885 diese Vorstellung fallen lassen und ist zur Reichert'schen zurückgekehrt.

Die Widersprüche gegen die letztere betreffen teils die Hammer- und Amboßhomologie, teils die Lehre von dem sekundären Kiefergelenke der Säuger. Im Vordergrund steht dabei die Frage nach dem Verbleib des Quadratums bei den Säugern. Den ersten Anstoß zur Wiederbelebung dieser Frage, die durch Reichert zu einem Abschluß gekommen schien, gab Peters (in mehreren Arbeiten von 1867 bis 1874), und zwar durch den Nachweis, daß bei manchen Reptilien eine knorpelige Verbindung des äußeren Abschnittes der Columella mit dem Unterkiefer besteht. Daraufhin gründete Peters die Anschauung, daß der äußere Columellaabschnitt der Sauropsiden dem Malleus der Säuger entspreche; den Incus hält er bei den Sauropsiden für rudimentär geworden. An diese Vorstellung knüpfen die von Albrecht, Baur, Dollo, Gadow an, die in Bezug auf die Totalhomologie der Gehörknöchelchen bei allen Wirbeltieren im wesentlichen auf gleichem Boden stehen. In der damit eng zusammenhängenden Frage nach der Natur des Säuger-Kiefer-

gelenkes differieren sie allerdings sehr wesentlich. Während Albrecht und mit ihm Baur und Dollo auch die Kiefergelenke für gleichwertige Bildungen halten und das Quadratum der Säuger in dem unteren, die Gelenkfläche tragenden Abschnitt des Squamosums erblicken, hält Gadow an der Vorstellung, daß das Säuger-Kiefergelenk eine neue, sekundäre Bildung sei (Art. squamoso-dentalis), fest und sieht das Quadratum der Säuger in dem Tympanicum, wie das seiner Zeit Geoffroy, Spix und Cuvier thaten. Noch anders denkt sich Broom (1890) die Sache: nicht das Tympanicum oder ein Teil des Squamosum ist das Quadratum, sondern der Discus articularis des Kiefergelenkes (schon von Aeby 1871 geäußert). Wie sich Broom die sonstigen Umwandlungen denkt, wo die zweite, doch auch nicht ganz unwichtige Komponente des alten Kiefergelenkes, nämlich der Gelenkteil des Meckelschen Knorpels, zu suchen ist, erfahren wir nicht. Angemerkt sei, daß bei den Monotremen ein Discus articularis fehlt (Parsons). Endlich ist von Emery (1903) auch noch der accessorische Knorpelkern im Proc. condyloideus des Unterkiefers der Säuger als Quadratum angesprochen worden. Das Dentale soll das Qudratum umwachsen, und dieses sich dann an die Außenfläche des Meckel'schen Knorpels begeben haben; die alte Quadrato-articularverbindung wäre also als aufgelöst zu betrachten. Die Gehörknöchelchen der Säuger führt Emery auf die Reihe von Elementen zurück, die bei Fischen aus dem Hyomandibulare, Symplecticum und hinterem Ende des Meckel'schen Knorpels gebildet wird.

Nur von einer einzigen Seite ist bisher der Versuch gemacht worden, im Gegensatz zu allen bisher genannten Vorstellungen, einen polyphyletischen Ursprung der schallleitenden Skelettapparate zu begründen, und zwar durch Drüner (1904). Auch Drüner hält die Homologie des Kiefergelenkes der Säuger mit dem der niederen Vertebraten, speciell der Urodelen, für erwiesen. Der Unterkiefer der Säuger ist nach ihm eine cänogenetische Vereinigung der Anlage von Dentale, Angulare und Articulare; am Aufbau der Gelenkfläche des Squamosum und der Bildung des Discus nimmt das Quadratum teil. Im übrigen gehen aus dem Quadratum der Urodelen der Stapes, Incus, ein Teil des Malleus und des Meckel'schen Knorpels der Säuger hervor. (Crus longum incudis + Stapes = Crus ventrale quadrati Urodel., d. h. wohl gleich dem Proc. basalis quadrati). Mit der Columella der Urodelen hat der Stapes nichts zu thun. Dann ist auch die Fenestra vestibuli der Säuger nicht homolog der vom Operculum verschlossenen Fenestra der Urodelen, sondern eine an ganz anderer Stelle gelegene Neubildung. Die ontogenetische Verbindung der Anlage des Malleus und des Meckel'schen Knorpels bei den Säugern ist sekundär.

Auf eine Diskussion dieser verschiedenen Anschauungen einzugehen, ist hier nicht der Ort. Nur auf eins sei hingewiesen. Alle die letztgenannten Vorstellungen haben nur ein Gemeinsames: die Negation, d. h. die Ablehnung der Reichert'schen Theorie; im Positiven, d. h. in dem, was sie an die Stelle der letzteren setzen wollen, gehen sie weit auseinander und setzen, zum Teil wenigstens, Umwandlungen voraus, die gewiß nicht geringer sind als die von der Reichertschen Theorie geforderten. Dabei sind die gegen die Reichert'sche Theorie ins Feld geführten Momente fast ausschließlich funktioneller, nicht morphologischer Natur: es ist hauptsächlich die Schwierigkeit, sich die Ergänzung der schallleitenden Kette durch neue Elemente sowie den Ersatz des primären Kiefergelenkes durch ein sekundäres zu denken. Unter diesen Umständen haben, wie mir scheint, die sehr zahlreichen Vertreter der Reichert'schen Theorie noch keine Veranlassung, die letztere als ernstlich gefährdet zu betrachten. (Eine sehr ausführliche Darstellung der ganzen Frage gab ich an anderem Orte, 1899.)

C. Die Schädelknochen.

1. Allgemeines über ihre Entstehung. Einteilung der Schädelknochen. Verhältnis der Schädelknochen zu einander. Knochenkomplexe. Knochenkerne. Ueberzählige Knochen.

Die Schädelknochen treten in der näheren oder weiteren Umgebung des Primordialcraniums auf und verdanken der Thätigkeit besonderer Osteoblasten ihre Entstehung. Sie können außer jeder näheren Verbindung mit dem Primordialcranium bleiben oder aber sich an die Stelle desselben setzen. Ihre Bildung erfolgt unter verschiedenen Umständen und an verschiedenen Lokalitäten.

1) Bei Fischen und Amphibien geht die Entstehung mancher zahn-

tragenden Knochen nachweislich von den Zähnen aus und erfolgt in der Weise, daß erst die Zähne entstehen und dann die basalen Cementsockel derselben zusammenfließen (O. Hertwig). Dieser Entwickelungsmodus ist nicht gerade häufig.

2) In den allermeisten Fällen erfolgt die Knochenbildung selbständig in einer zelligen oder zellig-faserigen Anlage. Doch auch hier sind Verschiedenheiten, vor allem bedingt durch die Lokalität, zu bemerken.

a) Zahlreiche Knochen entstehen in einer „Anlage", die eben nur als solche auftritt und sich gegen die Umgebung ziemlich scharf begrenzt. Solche selbständigen Knochenanlagen können unter der Haut oder Mundschleimhaut, in mehr oder minder großer Entfernung vom Knorpelschädel, auftreten und sind von diesem, wenn sie ihm auch nahekommen, doch durch eine Bindegewebsschicht getrennt.

b) Andere Knochen erscheinen als Ossifikationen präformierter Bindegewebsbildungen, mögen diese Membran- oder Bandform besitzen. (Muskelsehnen, Bänder, Membranen in der Begrenzung des Cavum cranii.) In den genannten Bildungen können Ossifikationen selbständig auftreten; häufiger ist es aber, daß sich eine Verknöcherung, die an einer anderen Stelle entstand, in sie hinein fortsetzt. Im ersteren Falle entstehen besondere Knochenindividuen, im zweiten nur Fortsatzbildungen an solchen.

c. Endlich nimmt eine große Anzahl der Schädelknochen ihre Entstehung im Perichondrium des Primordialcraniums in der Art, daß schon die erste perichondrale Knochenlamelle dem Knorpel direkt, ohne Intervention von Bindegewebe, aufliegt. In noch näher zu schildernder Weise kann sich hieran Zerstörung des Knorpels und Occupation der entstehenden Räume durch Knochen anschließen, sei es nun, daß der letztere im Anschluß an die perichondrale Knochenlamelle einwächst, sei es, daß zunächst nur Knochenbildungsgewebe in den Knorpel einwächst und von innen heraus (endochondral) Knochen erzeugt. So kommt es zu einem völligen Ersatz eines Knorpelgebietes durch Knochen (knorpelig präformierte Knochen).

Die vergleichende Entwickelungsgeschichte lehrt, daß homologe Schädelknochen (deren Homologie aus Gleichheit der topographischen und sonstigen Beziehungen erschlossen werden kann) bei verschiedenen Wirbeltierformen differente Entwickelungsmodi zeigen können, und läßt dadurch die einzelnen Momente, in denen diese Verschiedenheiten zum Ausdruck kommen, nicht in gleichem Maße als wesentlich und bedeutsam erscheinen, stempelt vielmehr manche von ihnen zu Modifikationen der speciellen Ontogenese, die die morphologische Bedeutung eines Skelettstückes nicht berühren. Doch erscheint es bei Berücksichtigung aller Thatsachen berechtigt, zwei Kategorieen von Schädelknochen zu unterscheiden, die schon in der Einleitung als Beleg- oder Deckknochen (Ossa investientia, Allostosen) und Ersatzknochen (Ossa substituentia, primordiale Knochen, Autostosen) bezeichnet wurden. Als Deckknochen sind die zu bezeichnen, die bei ihrem ersten Auftreten sich in der Umgebung des Primordialcraniums bilden und von diesem durch Bindegewebe getrennt sind, als Ersatzknochen die, die bei ihrem erstmaligen Auftreten in der Phylogenese im Perichondrium des Primordialcraniums in direktem Kontakt mit dem Knorpel entstehen. Jeder

Knochen der beiden Kategorieen hat phylogenetisch seine besondere Geschichte, die aus der Ontogenese einer Einzelform nicht immer rekonstruierbar ist. Im Laufe dieser Geschichte kann er auch gewisse Charaktere der anderen Kategorie (als der, der er angehört) annehmen.

Die Befunde an fossilen und recenten Formen weisen darauf hin, daß die Deckknochen die ersten knöchernen Gebilde am Wirbeltierschädel waren, und dieser Annahme entspricht auch die Erscheinung, daß in der Ontogenese die Deckknochen im allgemeinen früher auftreten als die Ersatzknochen.

Der Gegensatz zwischen den beiden Kategorieen von Knochen ist dem Gesagten zufolge ein primär-topographischer, durch die Lokalität des ersten Auftretens der Knochen bedingter. In weitaus der Mehrzahl der Fälle sind dabei die Deckknochen „häutig präformiert“, die Ersatz- oder primordialen Knochen „knorpelig präformiert“, doch kommen in beiden Punkten Ausnahmen vor, die das rein histogenetische Prinzip als minder bedeutsam für die Unterscheidung beider Kategorieen erscheinen lassen. Die Begriffe „Deck- und Ersatzknochen“ decken sich also nicht mit „häutig und knorpelig präformierten Knochen“; höchstens müßte man von „in der Phylogenese häutig oder knorpelig präformierten Knochen“ sprechen. Aber dieser Unterschied verliert rein histogenetisch dadurch seine Bedeutung, daß auch an der Bildung der „knorpelig präformierten“ Knochen der Knorpel selbst keinen Anteil nimmt, sondern zu Grunde geht, während die Knochenbildung vom Perichondrium ausgeht. Somit ist es bei jenen Unterschieden wesentlich das topographische Prinzip, welches eine Gruppenbildung unter den knöchernen Skelettstücken berechtigt erscheinen läßt. Vielleicht werden sich dereinst noch schärfere Kriterien auffinden lassen, basiert auf den kausalen Momenten, die die verschiedenen Knochenstücke ins Leben riefen.

Verhältnis der Schädelknochen zu einander. Knochenkomplexe. Knochenkerne. Das Verhältnis der verschiedenen Schädelknochen zu einander — mögen sie dieser oder jener Kategorie angehören — kann sich verschieden gestalten. Bei niederen Wirbeltieren kann die Verbindung zwischen den einzelnen Elementen eine verhältnismäßig lose bleiben. In erster Linie wird das begreiflicherweise für die Deckknochen gelten, da die Ersatzknochen durch das Knorpelgerüst, zu dem sie in nähere Beziehung treten, zusammengehalten werden. Wenn aber die Bedeutung des Knochenschädels gegenüber dem Knorpelschädel wächst, findet sich nicht selten ein engerer Zusammenschluß der Elemente des ersteren, und es können knöcherne Verwachsungen von anfangs getrennten Stücken eintreten (Ersatzknochen untereinander, Deckknochen untereinander, Ersatzknochen mit Deckknochen). Solche Verwachsungen, durch die neue Knochenkomplexe (Großknochen, P. und F. Sarasin 1890) gebildet werden, erfolgen bei den einzelnen Wirbeltierklassen in verschiedenem Umfang, in verschiedener Weise und zu verschiedenen Zeiten. Ihre Besprechung hat im Anschluß an eine Betrachtung der sog. Knochenkerne zu erfolgen.

Die Ossifikation eines Knochens (sowohl eines Deck- wie eines primordialen Knochens) erfolgt gewöhnlich von einer bestimmten Stelle aus, die als Ossifikationscentrum oder Knochenkern bezeichnet wird, und schreitet von hier aus fort. Nicht alle Knochen verknöchern jedoch von einem einzigen Centrum aus; viele besitzen deren zwei oder mehr. Die Verschmelzung solcher mehrfachen Knochenkerne zu einem Knochenterritorium, das dann als Ganzes weiterwächst, kann zu sehr verschiedenen Zeiten, also auf den verschiedensten Stadien der Entwickelung des Einzelkernes, erfolgen. Davon hängt es ab, welches Maß von Ausdehnung und selbständiger Individualität die einzelnen bereits erlangt hatten. Die Vereinigung kann schon im allerfrühesten Stadium vor sich gehen, bald nach dem Auftreten der

Kerne. In anderen Fällen erfolgt die normale Fusion erst, nachdem beide Knochenkerne sich zu ausgedehnteren knöchernen Stücken entwickelt haben. Prinzipiell ist es dabei gleichgiltig, ob die Verschmelzung noch während des Embryonallebens oder erst nach demselben erfolgt. Je später sie erfolgt, um so länger werden die einzelnen Komponenten als selbständige Stücke erscheinen, und um so leichter wird das Verschmelzungsprodukt als ein Knochenkomplex erkannt werden können. Bei den verschiedenen Wirbeltieren kommen auf diese Weise sehr verschiedenartige, aber immer typische Komplexe zu stande, ja bei manchen Formen (Vögel, Echidna u. a.) verschmilzt sogar ein großer Teil aller selbständig angelegten Knochenstücke frühzeitig zu einem Continuum. Für das Individuum bedeutet jede Verschmelzung eine Beschränkung des Schädelwachsthums, da mit den freien Knochenrändern auch die Wachtumsgrenzen verschwinden, an denen sonst die Apposition neuer Knochensubstanz erfolgt. Eine Verschmelzung mehrerer Knochen erfolgt schließlich vielfach als Alterserscheinung. Auch dieser Vorgang ist prinzipiell nicht von den ersterwähnten zu trennen; unterschieden ist er von ihnen nur durch das Atypische seines Auftretens, sowohl der Zeit als der Lokalität nach.

Die erwähnten Vorgänge besitzen in mehrfacher Hinsicht ein großes Interesse. Durch den Umstand, daß zahlreiche Schädelknochen nicht mono-, sondern di- oder polycentrisch entstehen, erklärt sich in vielen Fällen das Auftreten überzähliger Schädelknochen: es braucht nur, wie das schon angedeutet wurde, die normale Fusion der Kerne oder der aus ihnen hervorgehenden Knochenstücke zu unterbleiben. Ferner aber bieten diese Vorgänge auch ein wesentliches Interesse für die vergleichende Osteologie. Vielfach läßt sich nachweisen, daß Knochenstücke, die bei einer Form nach kürzerer oder längerer Selbständigkeit normalerweise miteinander verschmelzen, und ein einheitliches Knochenstück erzeugen, bei anderen Formen als typische knöcherne Elemente zeitlebens bestehen bleiben. In manchen anderen Fällen, namentlich für viele Knochenkerne, die schon sehr frühzeitig mit anderen verschmelzen, ist das Gleiche bisher aber nicht nachgewiesen, und die polycentrische Entstehung eines Knochens erfährt keine Begründung durch die vergleichende Entwickelungsgeschichte.

Primordialfusion und Primordialdivision. Im Anschluß an das zuletzt Gesagte sind noch zwei weitere Fragen zu erörtern.

Als Fusion primordiale bezeichnet Dugès (1834) einen von ihm rein hypothetisch angenommenen Vorgang, den er überall da als wirksam voraussetzt, wo ein Knochen, der seiner Lage nach als der Repräsentant mehrerer erscheint, doch einheitlich entsteht. Im Gegensatz dazu nennt Dugès die Verschmelzung zweier anfangs getrennter Stücke: fusion secondaire. Mit Recht hat Hertwig (1874) geltend gemacht, zu wie großer Willkür bei der Bestimmung von Knochenhomologieen die kritiklose Anwendung des Prinzips der fusion primordiale notwendigerweise führen muß, und bei Dugès thatsächlich geführt hat. Hertwig hält es theoretisch für möglich, daß ein Knochen, der phylogenetisch aus der Verschmelzung zweier entstanden ist, auf dem Wege einer abgekürzten Entwickelung von vornherein einheitlich auftritt, fordert aber, eine solche fusion primordiale nur dann anzunehmen, wenn eine Reihe anderweitiger anatomischer Gründe uns in einem embryonal einfach angelegten Knochenstück den Repräsentanten einer größeren Anzahl Knochen erblicken läßt. Auch heute noch wird von der Annahme einer fusion primordiale wie zu Dugès' Zeiten oft genug skrupellos Gebrauch gemacht; auf der anderen Seite muß der Vorgang als solcher wohl als möglich angenommen werden (Basalknochen von Ichthyophis, Basisphenoid der Teleostier, besonders aber alle Deckknochen, die auf Konkrescenz von Zähnen oder Schuppen zurückgeführt werden). Von gleichem prinzipiellen Interesse ist die Frage, ob etwa auch der gegenteilige Vorgang angenommen werden kann: daß nämlich aus einem Knochen, der bei einer Form einheitlich ist, bei einer anderen zwei werden können. Auch in diesem Punkte ist die vergleichend-anatomische Betrachtung oft genug skrupellos verfahren und hat das Auftreten zweier Knochen an einer Stelle, wo bei anderen Formen nur einer liegt, kurzweg auf eine Teilung, Zerlegung eines Stückes, Absprengung eines Fortsatzes u. dergl. zurückgeführt. Eine wirklich wissenschaftliche Begründung des supponierten Vorganges (den man in Analogie zu der Primordialfusion als

Primordialdivision [Primordialzerfall] bezeichnen könnte) ist erst in wenigen konkreten Fällen versucht (wenn man von den irregulären Nahtknochen am Menschenschädel absieht), und ich habe mich daher seinerzeit gegen die offenbare Willkür jener Betrachtungsweise ausgesprochen. Als theoretisch möglich muß aber auch der in Rede stehende Vorgang (Auftreten von zwei Knochen an Stelle nur eines) zugegeben werden, und es wird eine dankbare Aufgabe weiterer Forschung sein, sein thatsächliches Vorkommen für typische Knochen zu beweisen. Die sog. inneren Lamellen, die sich bei der Entstehung mancher primordialer Knochen bilden, sprechen zu Gunsten der Bejahung der gestellten Frage. (Siehe Parasphenoid der Vögel und sog. Pterygoid der Säuger.)

Aus dem häufigen Auftreten mehrerer Knochenkerne bei der Bildung eines später einheitlichen Knochens ergiebt sich, daß der Knochenkern nicht das Knochenindividuum bestimmt. Wodurch dieses dann aber bestimmt wird, und welches die Einheiten sind, die in der vergleichenden Osteologie und Osteogenese verglichen werden sollen, darüber kann zur Zeit noch keine bestimmte Auskunft gegeben werden. Vor allem ist hier die Herbeischaffung eines viel größeren Thatsachenmaterials nötig, als zur Zeit erst vorliegt. Namentlich sollten die Verhältnisse der Gefäßverteilung zu den verschiedenen Knochen und Knochenkernen genauer bekannt sein. Im Augenblick ist die Lehre von den Knochenkernen und ihrer Bedeutung ein so mangelhaft bekanntes Gebiet, daß jeder Versuch einer Zusammenfassung nur einen rein provisorischen Charakter haben könnte.

Ueberzählige Knochen. Das Kapitel der überzähligen Knochen ist bisher nur für den Schädel des Menschen und einiger Säuger genauer durchforscht. Hier werden die überzähligen Knochen in zwei Gruppen eingeteilt, die Ranke als prinzipale und accessorische bezeichnet. Die prinzipalen kommen zu stande, wenn ein typischer Elementarbestandteil des Schädels, der normalerweise mit anderen sich zu einem Knochenkomplex vereinigt, abnormerweise selbständig bleibt. Die accessorischen überzähligen Knochen gehören dagegen nicht zu den typischen Elementarbestandteilen, sondern sind atypische, zufällige Bildungen. Nach dem Ort ihres Auftretens werden sie noch als Nahtknochen (Worm'sche Knochen), Fugenknochen und Fontanellknochen unterschieden. Bei allen diesen handelt es sich um irreguläre Knocheninseln auf der Grenze zwischen zwei oder mehr Knochen, deren Auftreten an sich durch die Vorgänge der normalen Entwickelung der Nachbarknochen erklärbar, deren Selbständigbleiben aber als zufällige, halbpathologische Erscheinung zu betrachten ist. (Genaueres siehe beim Schädel des Menschen.)

2. Die Deck- oder Belegknochen (Ossa investientia).

a) Zur Histogenese der Deckknochen.

Die Deckknochen entstehen in einer zelligen oder zellig-fibrösen Anlage durch Osteoblastenthätigkeit, in der Regel ohne Beteiligung von Knorpel. Nur in einigen seltenen Fällen kommt es dabei zur Ausbildung von Knorpelgewebe, das mit dem des Primordialcraniums keinen Zusammenhang besitzt. Dies ist beobachtet am Unterkiefer der Säuger, bei der Geweihbildung der Cervicornia (allerdings hier bestritten) sowie in einigen anderen Fällen; dieselben lehren zugleich, daß am Schädel auch außerhalb des Primordialcraniums Knorpel auftreten kann. Bei „Verknöcherung" jenes Knorpels handelt es sich, nach Schaffer, wie bei der Genese der Ersatzknochen um Zerstörung des Knorpels und Ersatz durch Knochen, also um einen neoplastischen Prozeß, nicht aber um einen metaplastischen Vorgang, wie frühere Autoren schilderten.

b) Herkunft und Bedeutung der Deckknochen.

1) Eine gut abgrenzbare Gruppe von Deckknochen wird seit O. Hertwig (1874) als Zahnknochen aufgefaßt, d. h. als Knochen,

die ursprünglich aus einer Konkrescenz von Zähnen entstanden sind. Die hierher gehörigen Elemente sind bei niederen Wirbeltieren in oder unter der Schleimhaut gelegen und können alle — bei dieser oder jener Form — Zähne tragen. Für einige von ihnen ist bei Fischen und Urodelen thatsächlich festgestellt, daß sie ontogenetisch durch eine Konkrescenz von Zahnsockeln entstehen: hier geht also die Zahnbildung der Knochenbildung voraus. Bei anderen zeigt sich nur der erste Anfang der Knochenbildung an die Zahnsockel geknüpft, der durch Konkrescenz solcher enstandene Knochen wächst dann ohne Beteiligung von Zähnen weiter, und wo diese später noch auftreten, verbinden sie sich sekundär mit dem Knochen. Hierin prägt sich also ontogenetisch schon eine Emancipation der Knochen von den Zähnen aus. Ein nächster Grad der Emancipation ist darin gegeben, daß der ganze Knochen selbständig entsteht, und die nachträglich auftretenden Zähne sich sekundär mit ihm verbinden; endlich kann nur noch der Knochen zur Entstehung kommen, während die Bildung der Zähne unterdrückt wird. Die Existenz dieser Knochen ist also nicht an das Fortbestehen der Zähne geknüpft, vielmehr kann im Laufe der Phylogenese aus einem zahntragenden Knochenstück ein zahnloses werden. Der Theorie nach müssen die fraglichen Knochen ursprünglich nahe dem Mundepithel in der Schleimhaut gelegen haben, und hier finden sie sich in der That bei manchen Fischen (Polypterus); schon bei den meisten Teleostiern liegen sie aber in größerer Tiefe, ein Zustand, der als sekundär zu betrachten ist. — Die hauptsächlichsten Knochen, für die Hertwig die erörterte Herkunft annimmt, sind: Parasphenoid, Vomer, Palatinum, Pterygoid, die zahntragenden Abschnitte des Praemaxillare, Maxillare, Dentale, das Operculare, sowie die zahntragenden Knochen auf dem Hyobranchialskelett der Teleostier.

Nach dieser, auch schon an einer anderen Stelle dieses Handbuches erörterten Hypothese trat die Zahnbildung ein zu einer Zeit, wo das Kopfskelett noch allein durch das Primordialcranium repräsentiert wurde. In dem Cementteil, mit dem die Selachierzähne in der Schleimhaut stecken, ist das Baumaterial gegeben, aus welchem knöcherne Belegplatten für das Knorpelcranium sich bilden konnten. Daß diese ursprünglich zahntragenden und durch Konkrescenz von Zähnen entstandenen Knochenplatten dann von der Zahnbildung unabhängig wurden und sogar da noch erhalten bleiben, wo die Zähne nicht mehr zur Anlage kommen, erklärt sich aus der Wichtigkeit, die sie als knöcherne Gebilde im Schädelaufbau gewinnen, aus den Verbindungen, die sie mit anderen Elementen eingehen, und durch die sie innerhalb der Gesamtkonstruktion des Schädels als Skelettstücke unentbehrlich werden. Die Emanzipation der Knochenbildung von der Zahnbildung ist also der sekundäre Zustand. — Diese von Hertwig angenommene Herkunft der Mundhöhlenknochen ist, wie gesagt, für mehrere derselben thatsächlich — bei dieser oder jener Form — nachgewiesen; für andere fehlt dieser Nachweis noch. Die Dipnoer zeigen in ihren Zahnplatten das supponierte Anfangsstadium der Knochen fixiert.

2) Die übrigen Deckknochen entstehen als Verknöcherungen im Bindegewebe am dorsalen und lateralen Umfang des Kopfes. Sie zeigen ein sehr verschiedenes Verhalten und sind wohl auch nicht alle gleichartig zu beurteilen.

Eine große Gruppe dieser Elemente wird nach dem Vorgange von Gegenbaur (1870) und Hertwig (1874, 1876, 1879) aufgefaßt als ursprüngliche Integumentalossifikationen, gleichwertig den Schuppenbildungen am Rumpfe und wie diese in letzter Instanz zurückführbar auf Konkrescenz von Plakoidschuppen, wie sie die Selachier besitzen. Die verschiedenen Zustände, die für sie als Entwickelungsetappen postuliert werden müssen, finden sich unter den Fischen fixiert. Der

Zahnbesatz, der ihnen der Theorie nach ursprünglich zugekommen sein muß, ist noch erhalten bei Lepidosteus und Hypostoma; die Bauübereinstimmung mit den Integumentalossifikationen des Rumpfes ist deutlich ausgeprägt bei Ganoiden (Acipenseriden, Polypterus, Lepidosteus), aber auch bei manchen Teleostiern (Panzersiluroiden), und bei all diesen Formen sind sie auch ihrer oberflächlichen Lage nach noch als Hautossifikationen zu bezeichnen. Ihre Beziehung zum Schädel kann sich dabei auf eine Deckung des Knorpelcraniums beschränken (Acipenseriden). Bei den meisten Teleostiern finden sie sich in größerer Tiefe, in innigerer Verbindung mit den übrigen Teilen des Schädels, als integrierende Stücke desselben und infolge der Reduktion des Knorpelcraniums beteiligt an der Deckung des Gehirns. In der sie bedeckenden Haut können sogar aufs neue Ossifikationen entstehen. Die wichtigsten Knochen, für welche diese Phylogenese anzunehmen wäre, sind: Parietale, Frontale, Nasale, Paraquadratum (der Amphibien, wahrscheinlich dem Quadratojugale der Reptilien, vielleicht auch dem Tympanicum der Säuger entsprechend), Squamosum, Postfrontale (resp. Postfrontalia), Praefrontale (Praefrontalia), Lacrimale, Septomaxillare, Jugale, Quadratomaxillare (der Anuren), Angulare, Supraangulare, Complementare am Unterkiefer der Sauropsiden, endlich die Gesichtsteile des Praemaxillare, Maxillare und Dentale. Nach O. Hertwig bestehen diese drei letztgenannten Knochen aus zwei Komponenten: einer Integumentalossifikation (Gesichtsteil) und einer aus Zahnkonkrescenz hervorgegangenen (Schleimhautteil). Bei den Acipenseriden und unter den Teleostiern besonders bei den Panzersiluroiden ist die Zahl der Schädeldeckknochen noch eine größere, und in Form und Anordnung verhalten sie sich weniger typisch als bei den höheren Fischen: es kann dies als ein primitiver, mehr indifferenter Zustand angesehen werden. Es finden sich ferner bei den Fischen in reicherer Verbreitung gewisse Knochenstücke, die nicht auf die höheren Formen vererbt werden (Orbitalia, Opercularia). — Viele der Deckknochen am Dach und lateralen Umfang des Kopfes werden bei Fischen von Schleimhautkanälen durchsetzt, eine Beziehung, die zur Identifizierung der fraglichen Knochen von Bedeutung wird. Nach Vrolik ist hierin eine primäre Funktion der Knochen zu sehen, nach Walther handelt es sich um sekundär erlangte Beziehungen.

Nach der Gegenbaur-Hertwig'schen Vorstellung sind die Deckknochen am Dach und seitlichen Umfang des Kopfes also ihrer ursprünglichen Herkunft nach analog den Mundhöhlenknochen: wie diese aus Konkrescenz der Basalplatten zahlreicher Zähnchen entstanden. Da Haut- und Mundhöhlenzähne als gleichwertige Bildungen zu betrachten sind, so ergiebt sich der Satz: alle Deckknochen des Schädels sind gemeinsamer Abstammung und finden ihre Uranlage in gleichartigen Teilen eines Hautpanzers, der einst bei den Vorfahren der Fische, Dipnoer, Amphibien und aller Amnioten bestanden hat, und welcher nicht nur die Körperoberfläche, sondern auch die Mundhöhle bis zum Anfang des Oesophagus bedeckt hat (Hertwig). Die größeren Hautossifikationen, namentlich die typisch gewordenen Belegknochen sind dabei nicht als direkt durch Verschmelzung von umfangreicheren Gruppen von Hautzähnen, sondern als erst allmählich entstanden zu denken: es haben sich erst viele kleinere Knochenstücke gebildet, aus denen dann durch erneute Konkrescenz eine geringere Zahl größerer Stücke hervorging. Wie bei den Zahnknochen der Mundschleimhaut, so hat sich auch bei den Integumentalossifikationen die Knochenbildung sekundär von den Zähnen emanzipiert. Die besondere Entwickelungsrichtung, die die Hautossifikationen des Kopfes einschlagen, erklärt sich durch die Beziehungen, die die letzteren zum Primordialcranium gewannen, und die sich bei Acipenseriden noch in den ersten Anfängen erhalten zeigen.

Außer den eben geschilderten Elementen, die von den Fischen an verfolgbar sind und, ursprünglich oberflächlich auftretend, allmählich

in den Aufbau des inneren Skelettes übergehen, giebt es noch gelegentlich Integumentossifikationen, die als sekundär hinzugekommen kaum eine bis zu den Plakoidschuppen der Selachier zurückreichende Stammesgeschichte durchgemacht haben können. Ich denke hier an die Schläfenpanzerknochen und die Superciliarknochen der Saurier, die wohl als Ossifikationen des Coriums ohne jene Genealogie zu betrachten sind. Endlich legen manche Erscheinungen den Gedanken nahe, daß einige Schädeldeckknochen primär als Membran- oder Bandverknöcherungen entstanden sind. Sicheres läßt sich darüber jedoch noch nicht sagen.

Für weitaus die meisten Deckknochen kann dem Gesagten zufolge das Integument als Ausgangslokalität angesehen werden. Die Frage nach der Herkunft der Osteoblasten, die dabei wirksam sind, ist hier nicht genauer zu erörtern, doch muß darauf hingewiesen werden, daß Klaatsch die fraglichen Elemente vom Ektoderm ableitet. Nach gewöhnlicher Auffassung sind sie mesodermaler Natur. Ob sie von vornherein Gebilde sui generis sind, oder ob sich Bindegewebszellen zu Osteoblasten umwandeln können, muß einstweilen noch fraglich bleiben. Gegenbaur (1898) leitet sämtliche Knochenbildung im Körper vom Integument ab: von hier aus könnten 1) integumentale Ossifikationen als solche in die Tiefe rücken; 2) osteoblastisches Material sich dem Mesoderm beimischen und in der Tiefe Knochen produzieren (s. Ersatzknochen).

c) Beziehungen der Deckknochen zum Primordialcranium und zu den Ersatzknochen.

Die meisten Deckknochen zeigen wenigstens bei ihrem ersten Auftreten in der Wirbeltierreihe lokale Beziehungen zum Primordialcranium, derart, daß sie sich Teilen desselben auf- oder anlagern, also richtige Belegknochen desselben bilden; für einige wenige ist das bisher nicht nachweisbar gewesen. Man wird annehmen dürfen, daß die einzelnen Belegstücke ursprünglich in topographischem Verhältnis zu ganz bestimmten Teilen des Knorpelschädels standen, eine Annahme, die zur unabweisbaren Forderung wird bei den Mundhöhlenknochen, da ja die Konkrescenz einer Anzahl von Zähnen zu zahntragenden Knochenplatten nur einen Sinn haben kann an Stellen, wo eine solche Platte sich an eine feste Unterlage anlehnen kann. Es wird somit eine Definition der einzelnen Stücke aus diesen topographischen Beziehungen versucht werden müssen. Die ursprünglichen Beziehungen können aber im Laufe der Phylogenese undeutlich oder selbst ganz verwischt werden, und zwar dadurch, daß das unterliegende Primordialcranium und die aufgelagerten Deckknochen selbständige Entwickelungswege einschlagen. Es kann da Verschiedenes erfolgen. Zunächst kann die Auflagerung eines Deckknochens auf einen bestimmten Teil des Knorpelschädels die Folge haben, daß letzterer zu Grunde geht. Es begreift sich das aus der höheren funktionellen Bedeutung des Knochenstückes, durch die der darunter gelagerte Knorpel entwertet wird. In diesem können so Lücken, Fensterbildungen entstehen, auf deren Rändern dann der Deckknochen aufliegt; erfolgt weiterhin Ossifikation des primordialen Knorpels, so tritt der Ersatzknochen in Randverbindung mit dem Deckknochen: das appositionelle Verhältnis, das ursprünglich in der Flächendeckung bestand, kommt dann nur noch in der Randverbindung zum Ausdruck. Es kann aber auch, wenn der Deckknochen durch Verbindung mit anderen Deckknochen genügend Halt und Festigkeit erworben hat, der Knorpel, auf den er sich früher stützte, ganz zu Grunde gehen. Endlich kann auch der Fall eintreten,

daß ein Deckknochen zwar seine Lage am Gesamtschädel im allgemeinen beibehält, dadurch aber, daß unter ihm die knorpeligen Teile Veränderungen erfahren, neue topographische Beziehungen, zu anderen Teilen des Primordialcraniums, erhält. Dies gilt in viel höherem Maße für die Belegknochen des visceralen als für die des neuralen Primordialcraniums; speciell in hohem Maße für die Zahnknochen. Auch durch selbständige Ausdehnung kann ein Deckknochen seine ursprünglichen topographischen Beziehungen ändern, Verschiebungen erleiden.

Specielle Topographie der Deckknochen am Knorpelschädel.

Die primären topographischen Beziehungen der Deckknochen zu bestimmten Teilen des Knorpelschädels sind noch nicht für alle Stücke genügend erkannt. Folgendes läßt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit über die wichtigsten Stücke sagen.

Von den Knochen des Schädeldaches sind das Parietale und das Frontale Elemente, die ihre ursprüngliche Lage an der Schädeldecke in der Labyrinth- und Orbito-temporalregion hatten. Bei Acipenser finden sie sich hier noch dem knorpeligen Schädeldach aufliegend. Das Parietale läßt diese Beziehung bei den meisten Wirbeltieren noch erkennen; auch wo das Knorpeldach der Labyrinthregion lückenhaft ist, stützt sich der Knochen hinten meist noch auf das Tectum synoticum, seitlich auf die Ohrkapseln. Selbst bei Säugern ist diese Beziehung noch erkennbar, trotz der erheblichen Lageveränderung, die jene primordialen Teile erleiden. Allerdings kann aus der ursprünglichen Flächendeckung eine Ränderverbindung zwischen dem Parietale und den primordialen Teilen werden. Das Frontale lagert sich ursprünglich dem knorpeligen Schädeldach in der Orbito-temporalregion auf; später, wenn letzteres verschwunden ist, läßt sich doch meist noch eine nähere Beziehung zum oberen Rande der orbito-temporalen Schädelseitenwand erkennen. Das vordere Ende des Frontale schiebt sich häufig noch auf die Nasenkapsel herauf. Als besonderer Deckknochen am lateralen Bogengang der Ohrkapsel findet sich bei Amnioten das Squamosum; bei Knochenganoiden und Teleostiern ist ein entsprechender Knochen vorhanden, verliert aber hier seine Deckknochennatur. Die primären Beziehungen der bei den Amnioten unter den Namen Postfrontale (event. Postfrontale mediale und P. laterale) und Jugale bekannten Knochen sind zur Zeit noch nicht anzugeben. Zu den Deckknochen der Ethmoidalregion gehören: Nasale, Supraethmoidale (der Teleostier), Praefrontale (resp. Praefrontalia) der Amphibien und Sauropsiden, Septomaxillare (im hinteren Gebiet der Fenestra narina bei Amphibien und Reptilien, kann sich teils mehr in die Nasenkapsel, teils aus derselben heraus ausdehnen), Lacrimale der Säuger. Ob diesem das Lacrimale der Saurier und Krokodile entspricht, ist zweifelhaft; bei Lacerta besitzt dasselbe keine Beziehung zum Knorpelschädel. Die appositionellen Beziehungen des Praemaxillare, Maxillare und des Vomers zum Ethmoidalskelett sind möglicherweise sekundär erlangt. Das Parasphenoid ist zweifellos ein Schleimhautknochen an der Basis des neuralen Craniums.

Am Palatoquadratum findet sich zunächst auf der lateralen Oberfläche ein bei Amphibien sehr ausgedehnter Knochen, den ich wegen dieser typischen Lagebeziehung als Paraquadratum bezeichnet habe. Bei den Reptilien läßt das sog. Quadratojugale noch die gleiche Lagebeziehung erkennen und dürfte daher dem Paraquadratum zu homologisiren sein. Ob letzteres auch im Tympanicum der Säuger wiederzufinden ist, ist noch nicht ganz sicher. Wenig bekannt sind noch die Verhältnisse des sog. Quadratomaxillare der Amphibien. — Vieles spricht dafür, daß der Vomer, das Palatinum und das Pterygoid (event. Ekto- und Entopterygoid bei den Teleostiern) als zahntragende Deckknochen auf der Pars palatina des Palatoquadratums entstanden, und daß sie somit zurückzuführen sind auf die Zähne, die bei den Selachiern dem genannten Knorpelbogen aufsitzen. Doch liegt schon bei den Teleostiern der Vomer, und bei den Amphibien auch das Palatinum nicht mehr an Teilen des Palatoquadratums, sondern an solchen des Ethmoidalskelettes, also an der Basalfläche der Nasenkapsel. Nur das Pterygoid läßt bei den Amphibien, ja selbst noch bei manchen Reptilien die ursprüngliche Beziehung zu der Pars palatina des Palatoquadratums erkennen. Die Lage des Vomer, Palatinum und Pterygoids in der Tiefe der Mundhöhle (während der Palatoquadratknorpel mit seinen Zähnen bei den Selachiern den Mundrand bildet) erklärt sich durch die Ausbildung des Prämaxillare und Maxillare. Der obere Mundrand der höheren Fische und aller höheren Vertebraten entspricht danach nicht dem oberen Mundrand der Selachier. (Abweichende Anschauungen sind geäußert und neu zu prüfen.) Für das Praemaxillare und Maxillare, die beiden zahntragenden Knochen, die von

den höheren Fischen an den oberen Mundrand bilden, könnte dann der vorderste Teil des Ethmoidalskelettes als ursprüngliche Anlagerungsstätte in Frage kommen. Indessen ist es wahrscheinlicher, daß Knorpel, die in die Kategorie der Lippenknorpel fallen, in dieser Hinsicht in Anspruch zu nehmen sind, und daß die Lagerung der genannten Knochen am Ethmoidalskelett bereits den abgeänderten Zustand repräsentiert. — Am Unterkiefer bietet der primordiale Unterkiefer (Meckel'sche Knorpel) die Anlagerungsstätte für Zahn- und Integumentknochen. Wie am Oberkiefer, so können auch am Unterkiefer zwei Zahnbogen unterschieden werden: ein äußerer, repräsentiert durch das Dentale, und ein innerer, repräsentiert durch das Operculare (Spleniale), event. in Verbindung mit einem oder mehreren Praesplenialia. Da die Zähne auf dem primordialen Unterkiefer der Selachier wohl als Opercularzähne zu betrachten sind, so verdient die Frage Erwägung, ob nicht auch das Dentale ursprünglich einen vor dem Kieferbogen gelegenen primordialen Skelettstück auflagerte, ähnlich wie das für Prämaxillare und Maxillare angenommen wird. Auch die reinen Integumentverknöcherungen des Unterkiefers, in deren Benennung sehr große Willkür und Verwirrung herrscht (Dermangulare, Dermarticulare, Supraangulare, Complementare), sind Belegstücke des Meckel'schen Knorpels. — Am Hyobranchialskelett endlich finden gewisse Zahnknochen der Teleostier (Pharyngeum superius, Ph. inferius, Dermobranchialia, Dermentoglossum) Anlagerung; bei höheren Formen sind Deckknochen an diesem Teil des primordialen Skeletts nur noch ausnahmsweise vorhanden (Amphiuma).

Als charakteristisch für die Deckknochen wurde angegeben, daß dieselben bei ihrem ersten Auftreten vom Knorpelschädel durch Bindegewebe getrennt sind. In diesem losen Verhältnis können sie zeitlebens bestehen bleiben. Andererseits können sie aber auch schon bei oder bald nach ihrer Entstehung innigere Beziehungen zum Knorpelschädel darbieten. Am besten bekannt, wenn auch nicht allein vorkommend, sind diese Dinge bei den Teleostiern. Verschiedenes ist auseinanderzuhalten. Zunächst kommt es vor, daß ein als Deckknochen aufgetretenes Skelettstück sehr bald nach seiner Entstehung mit einer perichondralen Ossifikation zu einer neuen Einheit verschmilzt. Diese entwickelt sich dann als einfacher Knochen weiter, der seine Doppelnatur dadurch dokumentiert, daß er Charaktere von Deckknochen mit solchen von Ersatzknochen in sich vereinigt, also auch in den Knorpel einwächst und diesen ersetzt. Der Deckknochen-Charakter kommt häufig in dem Besatz mit Zähnen oder der Umschließung von Schleimkanälen zum Ausdruck. (Beispiele: Palatinum, Squamosum der Teleostier.) van Wijhe hat vorgeschlagen, die beiden Komponenten durch die Vorsilben Auto- und Dermo- zu charakterisieren, der Mischknochen selbst wäre durch Amphi- zu bezeichnen (Dermopalatinum und Autopalatinum bilden also das Palatinum, das bei Teleostiern ein Amphipalatinum ist). Es ist zu bemerken, daß die später erscheinende Auto-Komponente nicht immer ganz selbständig auftritt, sondern in manchen Fällen schon von vornherein wenigstens an einer Stelle mit dem Deckknochen vereinigt ist. Die Auffassung, daß hier die Deckknochenossifikation auf das Perichondrium übergegriffen hat, ist für diese Fälle nicht von der Hand zu weisen, andererseits könnte es sich ja aber auch um einen abgekürzten Entwickelungsgang handeln, hervorgegangen aus einem ursprünglicheren, wo beide Anteile völlig selbständig auftraten. Hierfür scheinen die Befunde bei Ganoiden zu sprechen, wo selbst im erwachsenen Zustande manche der Dermo- und Auto-Komponenten selbständig gefunden werden. Etwas anders liegen die Verhältnisse beim Vomer der Teleostier: hier ist thatsächlich ein allmähliches Vorschreiten der als Deckknochen aufgetretenen Ossifikation in die Tiefe und in das Perichondrium an der Basis der Ethmoidalregion zu konstatieren — ja, der Knochen scheint sogar in den Knorpel eindringen zu können. Endlich bietet das Den-

tale bei Teleostiern (und, wie es scheint, auch bei anderen Wirbeltieren) die Besonderheit, daß es schon bei seiner ersten Entstehung mit seinem vorderen Ende im Perichondrium dem Knorpel eng anliegt, während es weiter hinten die typische Deckknochennatur zeigt, d. h. von dem Knorpel durch Bindegewebe getrennt ist. — Alle diese Thatsachen sind noch sehr mangelhaft bekannt und verlangen specielle vergleichend-entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen.

3. Die Ersatzknochen (Ossa substituentia). (Primordiale Knochen, Autostosen.)

a) Zur Histogenese der Ersatzknochen.

Die typischen Ersatzknochen beginnen ihre Entwickelung mit der Entstehung einer Knochenlamelle, die im Perichondrium irgend eines Teiles des Primordialcraniums auftritt und der Oberfläche des Knorpels direkt aufliegt. Je nach der Form des primordialen Knorpelteiles verhält sich auch die perichondrale Knochenlamelle verschieden. Um Knorpelstäbe bilden sich cirkuläre röhrenförmige Knochenscheiden, auf der Oberfläche der neurokranialen Teile dagegen platte Auflagerungen. Das weitere Schicksal dieser perichondralen Lamellen gestaltet sich verschieden, ihre Weiterentwickelung kann chondrifugal und chondripetal erfolgen. Bei niederen Wirbeltieren bestehen manche Skelettstücke zeitlebens aus einem Knorpelstück, das von einer Knochenrinde umgeben ist (z. B. Hyomandibulare von Acipenser), und dementsprechend giebt es Knochen, die zeitlebens am neuralen Cranium intaktem Knorpel aufliegen, im übrigen aber gegen die Umgebung hin sich mannigfach weiterentwickeln. Bei den höheren Formen bildet der Zustand der corticalen Knochenlamelle auf Knorpel nur das Anfangsstadium, dem sich Zerfall des Knorpels anschließt. Dabei wird Verschiedenes beobachtet. Die Resorption kann unter perichondralen Knochenlamellen, die auf der Außenfläche des Primordialcraniums liegen, doch von der inneren, cerebralen Oberfläche des Knorpels aus erfolgen. So kann der Knorpel völlig zu Grunde gehen und nur die Knochenlamelle stehen bleiben, die sich ihrerseits durch chondrifugal erfolgende Apposition neuer Knochensubstanz verdicken kann. (Knochen der Urodelen u. a.) Oder: die zuerst entstandene Knochenlamelle erfährt eine Perforation durch lokale Resorption, und durch die Lücken dringen periostale Sprossen in den vorher verkalkten Knochen und bringen diesen zur Zerstörung. Die so entstandenen primordialen Markräume können dann von Knochen occupiert werden, der im Anschluß an die perichondrale Knochenlamelle einwächst, oder die Knochenbildung erfolgt von den eingewachsenen Sprossen aus selbständig endochondral, und die endochondralen Knochenbalken vereinen sich erst sekundär mit dem perichondralen Knochen. Auf die Einzelheiten dieser viel beschriebenen Vorgänge einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Der Anschluß der endochondralen Verknöcherung an die perichondrale erfolgt meist da, wo ein stabförmiges Knorpelstück cirkulär von einer perichondralen Knochenrinde umgeben wird, oder wo ein platter Knorpelteil von zwei auf seinen beiden Oberflächen abgelagerten Knochenlamellen in die Mitte genommen wird. Letzteres ist am neuralen Cranium geknüpft an das Auftreten der sog. inneren Lamellen, d. h. perichondraler Knochenlamellen an der inneren (cere-

bralen) Fläche der knorpeligen Schädelwände oder an den Innenflächen der Ohr- und Nasenkapsel. Gewöhnlich entstehen sie selbständig, ohne daß ontogenetisch ein Zusammenhang mit einer äußeren Lamelle nachweisbar wäre. Doch spricht die Wahrscheinlichkeit dafür, daß sie phylogenetisch von solchen abstammen, und in einigen Fällen entstehen sie in der That in direktem Anschluß an äußere Lamellen, indem von einer solchen die Verknöcherung auf dem Wege einer Lücke des Primordialcraniums (Nerven- oder Gefäßloch) sich an die Innenfläche des letzteren fortsetzt. Ließen sich alle inneren Lamellen in dieser Weise von äußeren ableiten, so wäre damit der oben besprochene Vorgang der Primordialdivision bewiesen. Daß Ersatzknochen von Nerven- oder Gefäßlöchern aus ihre Entstehung nehmen, ist eine häufige Erscheinung. — Vielfach, namentlich bei niederen Formen, schließen sich die Vorgänge der endochondralen Verknöcherung erst geraume Zeit nach dem Auftreten der perichondralen Knochenlamelle an, und die letztere kann unterdessen sich selbständig in die Umgebung ausdehnen, Leisten und Fortsätze bilden, während der unterliegende Knorpel noch durchaus intakt ist. Dagegen folgt bei höheren Formen die endochondrale Verknöcherung der perichondralen unmittelbar nach und läßt die Anteilnahme des Knorpels an der Bildung des Skelettstückes größer erscheinen.

Im großen ganzen ahmt der Ersatzknochen die Form des primordialen Knorpelgebietes nach, an dessen Stelle er tritt. Doch kann sich von ihm aus die Ossifikation auch chondrifugal sehr stark in die Umgebung ausdehnen, namentlich Muskelsehnen und Bändern folgen, und so ein kompliziertes, durch Leisten und Fortsätze gebildetes Relief der Knochenoberfläche zu stande bringen. Ganz besonders ausgeprägt sind diese Vorgänge bei Teleostiern. Statt mimimorpher Stücke entstehen dann automorphe, deren Gestalt von der der primordialen Grundlage ganz verschieden ist.

Alle diese Erscheinungen zeigen, daß die Knochenbildung den Knorpel nur als erstes Modell, als Unterlage benutzt, im übrigen aber unabhängig von ihm vor sich geht. Auch die Vorgänge bei der endochondralen Verknöcherung müssen entsprechend gedeutet werden, sie sind ein Ausdruck für die chondripetale Ausbreitung des Knochens, wobei es zu einem Kampf beider Gewebe kommt, in dem der Knorpel unterliegt und der Knochen an seine Stelle tritt. Vielleicht handelt es sich sogar direkter um eine Art Ernährung des Knochens durch den zerfallenden Knorpel. Jedenfalls besitzt der letztere nur eine rein provisorische Bedeutung, gewissermaßen als Platzhalter für den erst später auftretenden Knochen (s. auch p. 592).

Die Erscheinungen der chondrifugalen Ausdehnung eines perichondral entstandenen Knochens verlangen noch genauere Untersuchung. So ist festzustellen, ob ein perichondral entstandener Knochen durch Ausdehnung in die Umgebung, speciell gegen das Integument hin, die Oberflächenstruktur typischer Deckknochen annehmen kann, wie das z. B. am Pleuroethmoidale und Sphenoticum der Teleostier nicht ausgeschlossen erscheint. Die Möglichkeit einer fusion primordiale würde dabei zu berücksichtigen sein. Ferner verdient die wichtige Frage Erwägung, ob ein ursprünglich perichondraler Knochen, der sich auf ein Band fortsetzte, aus seiner ursprünglichen Lage herausgedrängt werden kann, so daß nun nur jener sekundäre Auswuchs, mit dem Charakter eines Belegstückes am Knorpelschädel, übrig bleibt — ein Vorgang, den Sagemehl für das Intercalare der Teleostier annimmt. Daß frühzeitige Verwachsungen von perichondralen und Deckknochen vorkommen, wurde schon erwähnt.

Zu den primordialen oder Ersatzknochen im Sinne der oben gegebenen Definition sind nun aber auch einige Knochen zu zählen, die ontogenetisch nur membranös präformiert sind. Ich rechne hierzu diejenigen Skelettstücke resp. Teile von solchen, die in Lücken des Knorpelschädels auftreten, in den bindegewebigen Partieen, die ihrer

ganzen Lage und Anordnung nach als nicht verknorpelte Teile des Primordialcraniums aufgefaßt werden dürfen (z. B. Basisphenoid und Orbitosphenoid der Teleostier). Bei der derzeitigen Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse vom Primordialcranium kann vorläufig nur als Vermutung ausgesprochen werden, daß diese Knochen von ursprünglich perichondral gelegenen abzuleiten sind, also phylogenetisch knorpelig präformiert waren.

b) Topographie der Ersatzknochen.

Durch das Auftreten der Ersatzknochen wird das kontinuierliche knorpelige Neurocranium in eine Anzahl knöcherner Territorien zerlegt, es werden damit einzelne Knochenindividuen geschaffen, die zunächst durch die unverknöcherten Reste von Knorpel vereinigt bleiben und, solange als dies der Fall ist, an diesen Trennungszonen durch Apposition weiterwachsen können. Später können die letzteren auch verknöchern (Konkrescenz der einzelnen Stücke). Die Knochenterritorien richten sich in ihrer Ausdehnung nicht nach den Grenzen der ursprünglichen Regionen und Abschnitte des Chondrocraniums, wenn auch im allgemeinen eine Zusammenfassung bestimmter Stücke zu 4 Segmenten (Occipital-, Otical-, Sphenoidal-, Ethmoidal-Segment) möglich ist. Als Ossifikationen der Occipitalregion werden gewöhnlich betrachtet: Basioccipitale, Pleuroccipitalia, Supraoccipitale, doch ist hierzu zu bemerken, daß das Supraoccipitale meist aus der Verknöcherung des Tectum synoticum, das zur Labyrinthgegend gehört, hervorgeht. Supraoccipitale und Pleuroccipitalia greifen vielfach auf die Ohrkapseln über. Von den hauptsächlichsten Ossifikationen der Oticalregion (den Ossa periotica): Opisthoticum, Epioticum, Prooticum, Sphenoticum, Pteroticum (wozu noch speciell bei den Säugern eine Anzahl unbenannter Centren kommt) ist das Prooticum, das an Stelle der vorderen Ohrkapselhälfte tritt, das konstanteste; an Stelle eines selbständigen Opisthoticum und Epioticum dehnen sich oft das Pleuroccipitale und das Supraoccipitale auf die hintere Ohrkapselhälfte aus; ein Sphenoticum besteht nur bei Fischen als selbständige Ossifikation der vorderen Ohrkapselkuppel und des anschließenden Teiles der orbitotemporalen Schädelseitenwand; das Pteroticum ist ebenfalls eine nur bei Fischen vorkommende Ossifikation, die aber nicht selbständig bleibt, sondern als Autosquamosum mit dem Dermosquamosum zum Squamosum verschmilzt. Sie entsteht am lateralen Bogengang. In der Orbito-temporalregion werden Basisphenoid, Präsphenoid, Alisphenoidea und Orbitosphenoidea in sehr wechselndem Verhalten angetroffen. In der Ethmoidalregion finden sich Pleuroethmoidalia und Praeethmoidalia bei Fischen, ein einheitliches Ethmoidale bei Säugern.

Inwieweit die bei den einzelnen Wirbeltieren mit gleichen Namen bezeichneten Ersatzknochen des Neurocraniums wirklich homologe Bildungen sind, ist noch gar nicht zu sagen; zu einer wirklich wissenschaftlichen Erörterung ist diese Frage für viele Knochenstücke überhaupt noch nie gekommen.

Am Palatoquadratum verknöchert sehr allgemein die Pars quadrata als Os quadratum; bei den Teleostomen kommt das Metapterygoid als zweite primordiale Ossifikation hinzu. Das vordere Ende der Pars palatina ossifiziert bei Teleostomen als Autopalatinum, das meist mit einem Dermopalatinum verschmilzt. Aus

der Verknöcherung des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels geht sehr allgemein ein Articulare hervor; bei Teleostomen gesellen sich oft noch ein Autangulare als Ossifikation des Proc. retroarticularis und ein Autocoronale als Ossifikation des Proc. praearticularis hinzu. Das vordere Ende des Meckel'schen Knorpels verknöchert häufig als Mentomandibulare, das vielfach mit dem Dentale zusammenfließt. Im Hyobranchialskelett können kleinere Abschnitte einheitlich verknöchern (Stylohyale, die einzelnen Glieder der Branchialbogen, das Glossohyale), oft genug aber treten auch hier innerhalb eines Knorpelsegmentes mehrere Ossifikationen auf (je zwei im Keratohyale und Hypohyale der Teleostier, mehrere als Symbranchialia bezeichnete in der Copula). Die hierdurch geschaffene Zerlegung und Gliederung ist natürlich von ganz anderem Wesen und Werte als die ursprüngliche Knorpelgliederung.

Die Verschiedenheit der durch den Ossifikationsprozeß bewirkten Schaffung einzelner Skelettstücke von der Gliederung des Knorpelskelettes wird leider durch die vergleichend-osteologische Nomenklatur vielfach ignoriert und verwischt, indem sowohl Teile des Knorpelschädels, die noch durch nichts abgegrenzt sind, mit dem Namen von Knochenterritorien belegt werden, die später ihre Stelle einnehmen, als auch für manche Ossifikationen Namen verwendet werden, die von Teilen des Knorpelskelettes hergenommen sind (Epihyale der Teleostier).

c) Herkunft und Bedeutung der Ersatzknochen.

Ueber Herkunft und Bedeutung der Ersatzknochen bestehen wesentlich zwei Hypothesen: nach der einen sind sie von Deckknochen abzuleiten, nach der anderen dagegen selbständig an Ort und Stelle erstmalig entstanden.

Die erste Anschauung geht davon aus, daß onto- und phylogenetisch die Deckknochen früher auftreten als die Ersatzknochen, daß auch die Ersatzknochen dem Knorpel ursprünglich nur aufliegen und daß bei einigen Deckknochen (besonders der Teleostier) thatsächlich ein allmähliches Vordringen von der Oberfläche gegen die Tiefe und in das Perichondrium nachgewiesen ist. Dieser Vorstellung zufolge würde das Integument die erste Bildungsstätte aller Hartgebilde sein, deren Aufbau aus Knochengewebe erfolgt: die ersten Knochen wären Deckknochen gewesen, und diese seien allmählich durch tiefere Bettung zu perichondralen geworden. In dieser Form ist die Anschauung wohl nicht haltbar, es würde schwer sein, für alle perichondralen Ossifikationen eine solche Herkunft nachzuweisen, ja, so viel Bestechendes die ganze Vorstellung auch hat, so ist doch bisher für keinen einzigen typischen Ersatzknochen eine entsprechende Genese wirklich festgestellt.

Nach der zweiten Vorstellung sind die Ersatzknochen autochthon entstanden, als perichondrale Knochenauflagerungen. Als Momente, die zu ihrer Entstehung geführt haben, lassen sich mehrere Faktoren anführen. So spricht manches dafür, daß eine Anzahl der Ersatzknochen erstmalig an den Ansatzstellen von Muskelsehnen oder Bändern entstanden. Hierauf machte zuerst Vrolik und später besonders van Wijhe, unter Hinweis auf die Lage der Ossifikationen im Mandibularbogen der Ganoiden, nachdrücklich aufmerksam. Auch die Beteiligung an einer Gelenkbildung, ja vielleicht jede Situation, durch die an einem Knorpel ein starker Druck oder Zug ausgeübt wird, kann möglicherweise als ein Moment, welches Knochenbildung am Knorpel bedingt, in Frage kommen. Hierüber sind unsere Kenntnisse noch ganz mangelhaft.

Die Frage nach der Herkunft und Bedeutung der einzelnen Knochenstücke ist wohl zu trennen von der Frage nach der Herkunft der knochenbildenden Elemente. GEGENBAUR (1898), der die integumentale Herkunft aller Knochensubstanz vertritt, nimmt zwei Wege an, auf denen Knochenbildung sich dem Perichondrium mitteilen kann: einmal, indem ein Hautknochen zu letzterem herabrückt und das, was er an osteoblastischen Formelementen mitbringt, dem Perichondrium sich anschließen läßt, zweitens, indem die osteoblastischen Formelemente als solche zum Perichondrium gelangen. Diese letztere Annahme führt allerdings alle Knochenbildner auf eine einheitliche Quelle zurück, läßt aber die Frage, welchen Momenten die einzelnen Knochenstücke ihre Entstehung verdanken und wie dieselben zu gruppieren sind, unbeantwortet.

D. Historisches zur Lehre von dem Primordialcranium und den beiden Kategorieen von Schädelknochen.

Die Bezeichnung Primordialcranium für den Knorpelschädel der Wirbeltiere stammt von JACOBSON (1842). Die Kenntnis des Knorpelschädels selbst reicht jedoch weiter zurück: nachdem er schon in älteren Abbildungen des Fischschädels zur Darstellung gekommen war, widmete ihm als erster E. ARENDT (1822) bewußte Beachtung und hob hervor, daß er beim Hecht wie beim Lachs zeitlebens in großer Ausdehnung bestehe, daß die knöchernen Elemente dem Knorpel zum Teil nur aufgelagert, zum Teil eingesprengt seien; ja er wies auch darauf hin, daß in diesem Vorhandensein eines Knorpelschädels eine Verknüpfung der Zustände bei den Teleostiern mit denen bei den Chondropterygiern gegeben sei. Ausführlich erörterte dann BAER (1826) das Vorhandensein eines Knorpelschädels bei Fischen und das verschiedene Verhalten der Knochen zu demselben. DUGÈS lehrte (1834) auch den larvalen und definitiven Knorpelschädel der Anuren genau kennen und fand hier ebenfalls die zwei Kategorieen knöcherner Elemente: solche, die als Ossifikationen des Knorpels entstehen („primordiale Knorpel“), und solche, die sich auf der Oberfläche des Knorpels bilden. Auf die Tragweite dieser Befunde, die auch den Anurenschädel mit dem Hai- und Knochenfischschädel näher verknüpften, weist DUGÈS ebenfalls hin. Bald nach DUGÈS wurde selbständig von anderer Seite und zunächst an anderem Objekte eine genetische Verschiedenheit der knöchernen Schädelelemente festgestellt. REICHERT (1836, 1837, 1838), der im Anschluß an RATHKE's Arbeiten die Visceralbogen verfolgte, lehrte zunächst die Schicksale kennen, die die knorpeligen „Visceralstreifen“ bei Vögeln und Säugern erleiden; er zeigte ferner, daß nur ein Teil der Gesichtsknochen durch Verknöcherung dieser Knorpel entstehen, andere aber, ohne daß vorher in ihrem Blastema eine knorpelige Substanz zu entdecken ist. Von dem das Gehirn bergenden Teil des Schädels giebt REICHERT auch für die höheren Wirbeltierformen an, daß er noch im Knorpelzustand kontinuierlich sei. durch den Ossifikationsprozeß aber in 3 Schädelwirbel zerlegt werde. Dabei laufen denn freilich auch merkwürdige Irrtümer unter, wie der, daß auch die Frontalia und Parietalia der höheren Wirbeltiere aus Knorpel hervorgehen. Eine Konsequenz dieser Vorstellung ist die, daß die Frontalia und Parietalia bei den Knochenfischen, die noch ein vollständiges oder lückenhaftes knorpeliges Schädeldach besitzen, gar nicht den gleich benannten Stücken der höheren Formen entsprechen, auch gar nicht integrierende Bestandteile des Schädels sind, sondern der Haut angehören und für den Kopf das Gleiche sind wie die Schuppen für den Rumpf. Die bei der Entwickelung des Schädels der Natter gewonnenen Erfahrungen veranlaßten dann RATHKE (1839), auch die Kraniogenese anderer Wirbeltiere zu untersuchen, und die Ergebnisse gestatteten, allgemein giltige Grundgesetze der Schädelentwickelung bei allen Wirbeltieren aufzustellen. Dabei gelangte auch RATHKE zur Scheidung von zweierlei Komponenten des Schädels: eines Abschnittes, der auf die „Belegungsmasse der Wirbelsaite“ zurückführbar und somit gleichen Ursprungs ist wie die Wirbelsäule, und eines zweiten, bei dessen Elementen das nicht der Fall ist. Im einzelnen besitzen die letzteren eine verschiedene Bedeutung: einige sind Schaltknochen, d. h. Ergänzungsstücke der aus der Belegungsmasse entstandenen Abschnitte (Frontalia, Parietalia u. a.), andere sind „Belegungsknochen“ in der Nähe solcher Abschnitte. Eine präcise Fassung erfuhren die bisher mehr oder minder klar erkannten Thatsachen durch JACOBSON (1842), der das embryonale „Primordialcranium“ bei Säugern und dem Menschen beschrieb und scharf zwischen zwei Kategorieen von Knochen unterschied: solchen, die knorpelig präformiert sind, durch Verknöcherung des Primordialcraniums entstehen, und solchen, die an der Außenseite des letzteren in Membranen sich bilden. In zustimmender Weise sprachen sich zu den JACOBSON'schen Ausführungen JOH. MÜLLER (1843), STANNIUS (1846), OWEN (1846), BERGMANN (1846) aus, und namentlich der letztere hat die große Bedeutung der Genese für die Be-

trachtung des Wirbeltierschädels scharf formuliert. Vor allem aber war es Kölliker, der, nachdem er schon 1846 durch Spöndli den Primordialschädel der Säuger und des Menschen hatte untersuchen lassen, 1849 in einem größeren Aufsatz alles bis dahin über die Schädelentwickelung Bekannte zusammenfaßte und durch eigene Beobachtungen vermehrte, manche Einwände (namentlich von A. Bidder auf Veranlassung Reichert's erhoben) zurückwies und damit der Lehre von dem Aufbau des Wirbeltierschädels eine feste allgemein giltige Form gab. Kölliker stellt als Thatsachen fest: das Vorkommen eines knorpeligen Primordialschädels bei allen Wirbeltieren und die doppelte Genese der Schädelknochen: die einen (primären oder primordialen) entstehen als Verknöcherungen des Primordialcraniums und sind demnach knorpelig vorgebildet, die anderen (sekundären, Deck- oder Belegknochen) bilden sich ohne Anteil des Primordialcraniums außen von demselben in weichem Blastem.

Mit Kölliker's Aufsatz kam die Lehre vom Aufbau des Wirbeltierschädels vorerst zu einem Abschluß, und die verschiedenen Komponenten wurden in der Folge mehr für sich Gegenstand der Untersuchung. Das Interesse für den Knorpelschädel ist besonders durch Huxley (1858) und Gegenbaur (1872) neu belebt worden; durch Huxley, der die Einheitlichkeit seines für alle Wirbeltiere giltigen Grundplanes und die Kontinuität seiner Wände als Momente gegen die Wirbeltheorie ins Feld führte und mehrere jetzt gebräuchliche Termini einführte, und Gegenbaur, der durch seine Darstellung des Selachierschädels die sichere Grundlage für eine rationelle Betrachtung des ausgebildeten Primordialcraniums schuf. Ihnen reihen sich an: Leydig (Saurier, 1872), Parker (alle Wirbeltierklassen in zahlreichen Arbeiten), Born (Nasenskelett von Amphibien und Reptilien; erste Verwendung der Plattenmodelliermethode!), Stöhr (Amphibien, Salmo), Gaupp (Rana, Lacerta), Kingsley, J. Platt, Peter (verschiedene Amphibien), Winslow (mehrere Ichthyopsiden), Neumayer (Cyclostomen), Schauinsland, Howes and Swinnerton (Hatteria), Suschkin, Tonkoff (Vögel), Sewertzoff (Selachier und Ascalabotes), Decker, Fischer (Säuger), Jacoby, Levi (Mensch). In mehreren Arbeiten habe ich selbst versucht, feste Gesichtspunkte für specielle Vergleichungen aufzustellen und allgemein verwendbare Bezeichnungen zu schaffen. Die Bestrebungen, die auf die Erforschung des Urzustandes des Knorpelcraniums gerichtet sind, und die über diese Frage geäußerten Anschauungen wurden schon oben besprochen (S. 593 u. ff.).

Durch Kölliker's Aufsatz von 1849 war aber zugleich auch die Basis für eine Betrachtung der knöchernen Elemente des Schädels gewonnen. Wie Bergmann, so erklärte auch Kölliker, daß für die Entscheidung über die anatomische Bedeutung eines Knochens die Genese das oberste Kriterium bilde, und daß in der vergleichenden Osteologie nur primäre Knochen mit primären, Deckknochen mit Deckknochen verglichen werden dürfen. Für die Unterscheidung beider Kategorieen kam dabei in erster Linie das histogenetische Moment in Frage, daneben aber auch das morphologische, auf den Beziehungen zum Primordialcranium beruhende. Auch war Kölliker schon bekannt, daß bei der Entwickelung einiger Deckknochen Knorpel gebildet wird, der mit dem Primordialcranium nichts zu thun hat, und schon 1850 stellte er das lokale, topographische Prinzip bei der Knochenentwickelung über das rein histogenetische. Im allgemeinen wird aber doch in der Folgezeit das histogenetische Prinzip ganz oder fast ausschließlich betont und findet in den kurzen Bezeichnungen Knorpelknochen und Bindegewebsknochen seinen Ausdruck. Auf dieser Grundlage hat namentlich C. Bruch für die vergleichende Skeletogenese Außerordentliches geleistet. Die Bedeutung des histogenetischen Prinzips wurde aber schwer erschüttert und geradezu vernichtet durch die Befunde, die sich aus einem genauen Studium der Osteogenese ergaben. Vor allem H. Müller (1858) und Gegenbaur (1864, 1867) zeigten, daß auch die Verknöcherung der knorpelig präformierten Knochen ein neoplastischer Vorgang ist, bei dem der Knorpel zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird, das in letzter Instanz der Thätigkeit von Osteoblasten, die ursprünglich im Perichondrium lagen, seine Entstehung verdankt. Somit ergab sich als Quelle für alle Knochenbildung die Umgebung des Knorpels und an die Stelle der dualistischen Auffassung der knöchernen Elemente konnte eine monistische gesetzt werden. Dies geschah durch Gegenbaur. Mit besonderem Nachdruck hebt Gegenbaur die Thatsache hervor, daß ontogenetisch wie phylogenetisch die sog. primären Knochen als Auflagerungen auf intaktem Knorpel entstehen, daß sie in diesem Zustand bei gewissen Formen (Teleostier, Alepocephalus) zeitlebens verharren können, während sich bei anderen das Einwuchern in den Knorpel anschließt. So ergiebt sich thatsächlich der endochondral entstehende Knochen als der sekundäre, während der perichondrale der eigentlich primäre ist; beide Bezeichnungen drücken aber keine fundamentalen Verschiedenheiten aus, sondern nur bestimmte Zustände, die sich besser als Entwickelungsphasen betrachten lassen. Einen weiteren wichtigen

Schritt that GEGENBAUR 1870 mit seiner Deutung der Deckknochen an der Schädeloberfläche als ursprünglicher Hautossifikationen. Daß die an der Schädeloberfläche gelegenen Knochenstücke bei manchen Fischen, namentlich den Acipenseriden, ihrer Lage nach den wirklichen Hautossifikationen zuzuzählen seien, war früher schon mehrfach betont worden und K. E. v. BAER, REICHERT, KÖLLIKER hatten die fraglichen Knochen daher aus der Reihe der integrierenden Schädelknochen gestrichen und den Schuppen zugezählt. Dagegen waren sie von HUXLEY (1864) den Komponenten des Schädels zugeteilt und mit den Parietalia, Frontalia, Squamosa u. s. w. verglichen worden. Es hatte ferner WILLIAMSON (1849, 1851) gezeigt, daß bei den Fischen durch Verschmelzung mehrerer placoidschuppenähnlicher Hautzähnchen größere Knochenplatten entstehen können, während LEYDIG (1853) nachwies, daß bei Polypterus die Deckknochen an der Oberfläche des Kopfes denselben histogenetischen Bau bieten wie die Schuppen des Rumpfes, daß sie demnach auch als Verknöcherungen der Lederhaut, als Schuppen des Kopfes aufzufassen seien. Alle diese Thatsachen vereinend stellte GEGENBAUR die Anschauung auf, daß die Deckknochen an der Oberfläche des Kopfes ursprüngliche Ossifikationen des Integumentes seien, die durch die topographischen Beziehungen zum Primordialcranium eine besondere Bedeutung erlangt haben. — Auf den von GEGENBAUR geschaffenen Grundlagen bauten VROLIK und O. HERTWIG in verschiedenem Sinne und in verschiedener Richtung weiter. VROLIK (1873) hat das Verdienst, das verschiedene Verhalten der primordialen Knochen zum Knorpelschädel bei den Teleostiern ausführlicher kennen gelehrt zu haben: ihr erstes Auftreten als perichondrale Lamellen auf intaktem Knorpel und ihr allmähliches Eindringen in den letzteren. Daneben weist er auf einige funktionelle Beziehungen hin, die vielleicht als kausale Momente für das Auftreten der Knochen in Betracht kommen: einige erscheinen als Integumentknochen mit der ursprünglichen Bestimmung, Schleimkanäle zu schützen, andere als Ossifikationen an Stellen, wo Muskelzug wirksam ist. Den bezüglich der Herkunft der Schädeldeckknochen von GEGENBAUR aufgestellten Gedanken verfolgt O. HERTWIG (1874, 1876, 1879, 1882) weiter und gelangt dabei zu einer einheitlichen Auffassung aller Deckknochen des Schädels und Zurückführung derselben auf Haut- resp. Schleimhautzähne in der oben (p. 613) auseinandergesetzten Weise, andererseits aber auch, eben auf Grund dieses Momentes, zu einer bestimmten Gegenüberstellung der Deckknochen und der primordialen Knochen. Die Elemente beider Kategorieen haben nichts miteinander zu thun und können auch nicht ineinander übergehen. HERTWIG's zunächst nur an Urodelen gemachte Befunde, daß zahntragende Knochen durch direkte Konkrescenz von Zahnsockeln entstehen, ist in der Folge vielfach auch für Fische bestätigt worden (RÖSE, WALTHER, FRIEDMANN), und demzufolge hat sich die HERTWIG'sche Anschauung ziemlich allgemein Geltung verschafft. Dagegen ist die Frage nach dem Verhältnis der Deckknochen zu den primordialen Knochen noch wiederholt Gegenstand von Kontroversen gewesen, die jedenfalls das Gute gehabt haben, daß die Entwickelung der Schädelknochen bei einigen Formen genauer untersucht wurden. Besonders geschah dies mit denen der Fische mit knöchernem Schädel, auf deren Bedeutung GEGENBAUR schon einmal (1867) hingewiesen hatte. Zunächst kam GEGENBAUR (1878) selbst noch einmal auf sein früheres Untersuchungsobjekt (Alepocephalus rostratus) zurück und bestimmte hier genauer das Verhalten der einzelnen Elemente zum Primordialcranium. Auch diese Untersuchung führt ihn dazu, zu betonen, daß alle Knochenbildung am Primordialcranium ursprünglich eine oberflächliche ist und daß das Einwachsen des Knochens in den Knorpel und Zerlegung des letzteren in knöcherne Territorien sekundäre Vorgänge sind. Dem Vorhandensein oder Fehlen einer Bindegewebsschicht zwischen dem Knorpel und dem aufliegenden Knochen schreibt daher GEGENBAUR keine prinzipielle Bedeutung zu; trotzdem nimmt auch er eine Unterscheidung einzelner Kategorieen von Knochen an, aber nicht nach den früher maßgebenden Kriterien, sondern auf Grund der ursprünglichen Herkunft, der Phylogenese: man kann dermatogene Knochen unterscheiden, die aus dem Hautskelett hervorgehen, und autogene, für welche das nicht erwiesen ist. Fast gleichzeitig (1879) nahm auch KÖLLIKER aufs neue Stellung zu der Frage; er hält dabei an der Unterscheidung der Deckknochen und der primordialen Knochen fest, läßt aber dabei als Kriterium das histogenetische Prinzip zurück- und das morphologische hervortreten: die primordialen Knochen sind Verknöcherungen des (knorpeligen) Primordialskelettes, die Deckknochen, außerhalb dieses Skelettes gebildet, sind mit Wahrscheinlichkeit Haut- oder Schleimhautossifikationen. Die primordialen Knochen entstehen zuerst perichondral, dann perichondral und endochondral. Die Ausdrücke perichondrale Knochen und Deckknochen sind nicht gleichbedeutend. — Die Schädelknochen der Fische sind das specielle Untersuchungsobjekt von VAN WIJHE (1880, 1882), WALTHER (1882), GÖLDI (1884), SCHMID-MONNARD (1883), SAGEMEHL (1884, 1885, 1891), FRIEDMANN (1897), SCHLEIP

(1903). van Wijhe, der das Visceralskelett der Ganoiden behandelt, steht im allgemeinen auf dem Boden der Lehre von den zwei Kategorieen knöcherner Elemente, fügt aber der Kölliker-Hertwig'schen Auffassung mehrere wichtige Punkte zu, besonders: 1) nicht alle Deckknochen sind durch Verschmelzung von Zähnen oder Schuppen entstanden, sondern in allen Formen des Bindegewebes können solche Ossifikationen auftreten; 2) bei einem Knochen, der phylogenetisch knorpelig präformiert erscheint, kann in einer speciellen Ontogenese das Knorpelstadium unterdrückt werden, es kann also auch ein primordialer Knochen häutig präformiert sein; 3) gewisse Knochen der Ganoiden besitzen Doppelnatur, indem sie Charaktere von Deckknochen mit solchen von primordialen Knochen vereinen: hier kann Verschmelzung zweier Komponenten (die van Wijhe durch die Vorsilben Dermo- und Autobezeichnet) oder Einwuchern einer Hautossifikation in den Knorpel oder Ausbreitung einer Knorpelossifikation in das umliegende Gewebe vorliegen, aus dem Vergleich ist in einigen Fällen zu schließen, daß es sich um Verschmelzung zweier Komponenten handelt; 4) überall, wo an einem Knorpel ein starker Druck oder Zug ausgeübt wird, kann wahrscheinlich eine Verknöcherung auftreten und unter der Wirkung solcher kausaler Momente sind viele primordiale Knochen wahrscheinlich entstanden zu denken. In einigen Punkten widersprechend lauten die Resultate Walther's. Derselbe beobachtete zwar, daß ein aus Zahnkonkrescenz entstehender Knochen (Palatinum des Hechtes) allmählich in das Perichondrium einwachsen kann, glaubt jedoch, daß ein weiteres Vordringen (in den Knorpel) bei einem solchen Knochen nicht möglich sei. Daß dieser Vorgang aber doch vorkommt, zeigte Friedmann am Pharyngeum inferius von Cyprinus und ebenso lehrte Schmid-Monnard im Squamosum der Teleostier einen Knochen kennen, der, im Bindegewebe als Deckknochen entstehend, sich im Laufe seiner Entwickelung dem Schädelknorpel anlegt und dann alle Wachstumserscheinungen perichondral entstandener Knochen darbietet; Schmid-Monnard bestätigte so die Auffassung, die schon Gegenbaur und Vrolik von dem fraglichen Knochen gehabt hatten. Daß dieser Vorgang auch sonst bei den Teleostiern vorkomme (Vomer, Supraethmoidale), machte Sagemehl durch Vergleich der ausgebildeten Zustände wahrscheinlich; Sagemehl's Arbeiten sind im übrigen die wertvollsten Beiträge zur Osteologie der Teleostiercranien, und speciell der schon in Gegenbaur's, Hertwig's und van Wijhe's Anschauungen zum Ausdruck kommende Gedanke, daß ein jedes Knochenindividuum seine specielle Geschichte hat, und daß diese Geschichte unbefangen und ohne dogmatische Voreingenommenheit zu verfolgen ist, ist gerade von Sagemehl scharf und bestimmt ausgesprochen worden. Aus Schleip's Untersuchungen endlich ergiebt sich, daß Knochen mit Mischcharakteren sowohl durch Verwachsung zweier selbständig angelegter Komponenten wie durch Uebergreifen eines Deckknochens auf das Perichondrium mit anschließender endochondraler Verknöcherung entstehen können; auch hat Schleip gewisse Besonderheiten der primordialen Knochen genauer kennen gelehrt: das starke chondrifugale Wachstum, während sie noch intaktem Knorpel aufliegen, sowie die Verknöcherung von Membranen, die ihrer Lage nach als nicht verknorpelte Teile der Anlage des Primordialcraniums betrachtet werden müssen.

Die schon Kölliker (1849) bekannte Thatsache, daß bei der Entwickelung des Unterkiefers der Säuger, also eines typischen Deckknochens, Knorpel gebildet wird, der mit dem Primordialcranium nicht zusammenhängt, ist seitdem ebenfalls mehrfach behandelt worden, vor allem sehr ausführlich von Stieda (1875) und Schaffer (1888).

So haben also die Untersuchungen gelehrt, daß ihrer Histogenese nach die Knochen sich prinzipiell gleichartig verhalten, daß ferner auch die knorpelige oder häutige Präformation nicht in dem Maße einen Gegensatz bedinge, als früher angenommen wurde, daß endlich manche Skelettstücke auf diese oder jene Art Mischcharaktere erlangen. Die Frage, ob unter diesen Umständen an einer Unterscheidung mehrerer Kategorieen von Schädelknochen festgehalten werden müsse, habe ich selbst mehrfach erörtert (1895, 1901, 1903) und bejaht. Als Unterscheidungsmerkmal stellte ich dabei (1901) die *ursprüngliche* Genese oder die ursprüngliche Lokalität der Knochenbildung hin: gewisse Knochen sind ursprünglich in der weiteren Umgebung des Primordialcraniums entstanden und sind erst sekundär in den Bestand des Schädels eingetreten, die Knochen der zweiten Kategorie entstanden von vornherein im Perichondrium des Knorpelschädels. Die Elemente beider Kategorieen machen ihre selbständige Geschichte durch und können im Verlauf derselben gewisse Charaktere der anderen Kategorie erlangen. Die Knochen der ersten Kategorie sind die *Deck- oder Belegknochen* (Mantelknochen, Ossa investientia), die der zweiten Kategorie sind die primordialen der alten Nomenklatur, als bessere Bezeichnung empfiehlt sich *Ersatzknochen* (Ossa substitientia), da sie bestimmt sind, einen Teil des in schwächerem Material aufgebauten provisorischen Skelettgerüstes

durch Stücke aus festerem Material zu ersetzen. Kürzere Gegensätze wären: Autostosen (= Ersatzknochen) und Allostosen (= Deckknochen) (GAUPP 1895). Die KÖLLIKER'schen Bezeichnungen, primäre und sekundäre K., enthalten einen Fehler, da gerade die Deckknochen (die sog. sekundären K.) phylogenetisch und ontogenetisch die ursprünglicheren sind.

Die hier gegebene Darstellung schließt sich an meinen Aufsatz von 1901 an, in dem die ganze Frage eine viel eingehendere und ausführlichere Behandlung erfahren hat.

II. Specielle Entwickelungsgeschichte des Kopfskelettes.

Amphioxus.

Beim Amphioxus finden sich im Bereiche des vorderen Körperendes außer der Chorda dorsalis, den ihr ansitzenden häutigen Bogenbildungen und den ebenfalls häutigen Myocommata noch dreierlei dem Skelett zugerechnete Bildungen: der Cirrenring mit den Cirrenstäbchen, die Velartentakel und das Kiemenskelett.

Der Cirrenring mit den Cirrenstäbchen entsteht (KLAATSCH), wie die Cirren selbst, bei der Metamorphose, und zwar tritt seine Anlage genau an der Stelle auf, wo vor diesem Zeitpunkt die sogenannte kolbenförmige Drüse, ein noch rätselhaftes entodermales Organ lag, das kurz vor der Metamorphose verschwindet. Danach hält KLAATSCH es für möglich, daß die kolbenförmige Drüse die Anlage des Cirrenskelettes darstelle, letzteres also eine entodermale Entstehung habe. WILLEY hält es für mesodermal.

Auch über die histologische Struktur und die Stellung des Cirrenskelettes zu anderen Skelettbildungen gehen die Anschauungen auseinander. Unterschieden werden der zellige Inhalt und die kernlose Hülle der Stäbe. Die letztere besteht nach v. WIJHE aus hyaliner Knorpelgrundsubstanz und wird von den Zellen in der Achse des Stabes abgeschieden. Als Abscheidungsprodukt (Basalmembran) der Innenzellen wird sie auch von JOSEPH betrachtet. Der von letzterem beschriebene Halbcylinder, der dem einzelnen Cirrenstab anliegt, ist ein Umwandlungsprodukt der Cutis (JOSEPH).

Ueber die Entstehung der Velartentakel liegen gar keine bestimmten Beobachtungen vor; ihrer Struktur nach sind sie den Kiemenstäbchen ähnlich.

Die Stäbe des Kiemenskelettes werden von BENHAM, JOSEPH und VAN WIJHE als mesodermale Bildungen betrachtet (im Gegensatz zu SPENGEL, der sie für ecto- und entodermale Ausscheidungsprodukte ansah). JOSEPH bezeichnet sie als Differenzierungsprodukte des Bindegewebes der Kiemenbogen und führt das letztere seiner Herkunft nach auf das Cölomepithel zurück. Auch aus dem Verhalten der Abschnitte der Kiemenstäbe, die im Bereiche des Schlundvorhofes liegen, folgert VAN WIJHE die bindegewebige Entstehung: die Stäbe liegen hier innerhalb der mit Endothel belegten bindegewebigen Lamelle des epibranchialen Cöloms.

VAN WIJHE schildert die Kiemenstäbe als aus verklebten elastischen Fasern bestehend und bestreitet ihre Knorpelnatur; JOSEPH sieht in der Substanz der Kiemenstäbe eine Vorstufe des Knorpels der Cranioten.

Cyclostomen.

Eine einigermaßen zusammenhängende Darstellung von der Entwickelung eines Cyclostomenschädels hat nur W. K. PARKER (1883) gegeben; sie bezieht sich auf Petromyzon. Beobachtungen, die sich nur auf einzelne Punkte beziehen, liegen auch von anderer Seite vor.

Die Schädelentwickelung von Myxine und Bdellostoma wurde bisher nicht verfolgt.

Die morphologische Auffassung aller Teile des Cyclostomenschädels ist noch nicht genügend gesichert, und daher läuft eine Einteilung nach dem Schema der Gnathostomenschädel Gefahr, unbewiesenes zum Ausdruck zu bringen. Doch ist zweifellos, daß der von Huxley 1876 durchgeführte Vergleich des Cyclostomenschädels mit dem Kaulquappenschädel sehr viel für sich hat, und so bin ich im Nachfolgenden auch der Huxley-Parker'schen Nomenklatur gefolgt. Eine erneute Untersuchung ist aber doch sehr notwendig.

Das Kopfskelett des Ammocoetes ist erheblich einfacher als das des umgewandelten Petromyzon; zahlreiche Teile werden erst bei der Metamorphose neu gebildet, andererseits erfahren schon vorhandene Knorpel bei der Metamorphose eine beträchtliche Vergrößerung. Die Knorpelstücke, die ganz neu entstehen (Knorpel in der Umgebung des Mundes, der sogen. Palatoquadratknorpel und die als Repräsentanten des Hyalbogens gedeuteten Stücke), treten an Stelle von Gewebspartieen, die als Schleimknorpel (Schneider 1879) bezeichnet werden und bei Ammocöten eine große Verbreitung besitzen. Doch wird nicht sämtlicher Schleimknorpel von Ammocoetes in Hyalinknorpel umgewandelt; die sonstigen Schicksale des Schleimknorpels sind allerdings noch nicht genügend verfolgt, und nur das ist Thatsache, daß bei Petromyzon keine Spur von ihm mehr gefunden wird (Schaffer). Die histologischen Vorgänge bei der Bildung des Hyalinknorpels auf schleimknorpeliger Grundlage sind von Schaffer beschrieben worden.

Für den Abschnitt des Schädels, der zweifellos als neuraler zu bezeichnen ist, ist charakteristisch, daß er nur drei Regionen darbietet: die Ethmoidal-, Orbito-temporal- und Labyrinthregion. Eine Occipitalregion fehlt; der Glossopharyngeus und Vagus treten hinter der Oberkapsel aus, und in einiger Entfernung dahinter folgt, der Chorda aufsitzend, der erste Wirbelbogen. Im Sinne der Fürbringer'schen Nomenklatur (p. 597) repräsentiert somit das Cyclostomencranium ein Paläocranium (Autocranium).

Bei Ammocoetes legen sich nach Sewertzoff (1897, 1899) die ersten Skelettteile auf einem Stadium an, wo eine Kopfkrümmung des Gehirns kaum vorhanden ist. Ventral vom Gehirn, resp. vom Opticus, bilden sich zwei lange Knorpelstücke, welche mit ihren rostralen Enden die Hypophyse umgreifen und mit ihrem kaudalen Ende an beiden Seiten des Vorderteiles der Chorda dorsalis liegen (Fig. 326). Ihre Lage ist aus dem anfangs erwähnten Grunde nahezu horizontal, d. h. sie setzen die Richtung der Chorda dorsalis fort. Es sind dies die Trabeculae cranii. An beiden Seiten der Chorda (doch hinter der Spitze derselben), vor den Ohrkapseln, bilden sich ferner zwei kleine Knorpel, die Sewertzoff vordere Parachordalia nennt: mit diesen verwachsen die hinteren Enden der Trabeculae, und so bildet sich jederseits die dem vorderen Chordaende anliegende (hintere) Trabecularplatte aus. Als drittes Paar selbständiger Gewebe schildert Sewertzoff hintere Parachordalia. Diese entstehen auch lateral von der Chorda, aber medial von der hinteren Partie der Ohrblasen, als längliche Knorpelplatten. Sie liegen epaxial, d. h. dorsal von der Achse der Chorda und überragen dorsal die vordersten kleinen Myotome; sie beginnen nach Sewertzoff zwischen dem ersten und dem zweiten, und endigen zwischen dem zweiten und dritten metotischen Kopfmyotom. Schon im Prochondralstadium erfolgt eine Verbindung der hinteren Parachordalia mit den proximalen Enden der ersten Kiemenbogenknorpel, die den kaudalen Parachordalenden anwachsen. Später verwachsen die hinteren Parachordalia mit der Trabecularplatte (= vor-

deren Parachordalia, mit denen die Trabeculae verwachsen sind), und bilden so den knorpeligen Boden des chordalen Schädelabschnittes. Hinter dem Vagus bildet sich ein in den Schädelaufbau eingehendes Parachordale nicht mehr aus; der Vagus tritt auch beim erwachsenen Tier zwischen Ohrkapsel und vorderem Rumpfwirbelbogen aus, d. h. das einheitliche Parachordale entspricht nur der Pars otica des Parachordale der Gnathostomen.

Bezüglich der Abstammung des für die ersten Schädelteile verwendeten Bildungsmaterials finden sich bei KOLTZOFF (1902) einige Andeutungen. Danach beteiligt sich das Sklerotom des ersten Somites (dessen Myotom die Oculomotoriusmuskulatur liefert) anscheinend an der Bildung des Balkens, während das vordere Parachordale SEWERTZOFF's im Sklerotom des zweiten Somites (Myotom = Trochlearismuskulatur) sichtbar wird. Am hinteren Teil des Parachordale scheint das Sklerotom des dritten Somites beteiligt. Auf die weiteren Angaben bezüglich der sonstigen Herkunft der Mesenchymzellen einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Das vordere Parachordale ist von SEWERTZOFF zuerst gefunden, beschrieben und benannt worden. Die Berufung SEWERTZOFF's auf V. KUPFFER ist nicht richtig; KUPFFER erwähnt (1896) den Namen „vorderes Parachordale“ überhaupt nicht, und von den beiden parachordal entstehenden Knorpelstreifen, die er beschreibt, ist der hintere der hypochordale Längsstab des Kiemengerüstes und hat somit mit dem neuralen Schädel nichts zu thun. Die anderen von KUPFFER erwähnten Parachordalknorpel, „welche die Verbindung der Trabeculae cranii mit der Chorda vermitteln“, sind somit die dem neuralen Cranium zufallenden Parachordalia kurzweg; eine weitere Teilung in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt, wie SEWERTZOFF sie beschreibt, hat KUPFFER nicht erwähnt. KOLTZOFF (1902) bestreitet sogar die Selbständigkeit der Trabeculae von den Parachordalia und läßt beide zusammen entstehen. Daß dies den Angaben SEWERTZOFF's entspreche, wie KOLTZOFF annimmt, ist aber unrichtig; gerade SEWERTZOFF beschreibt Trabeculae, vordere und hintere Parachordalia als selbständige Elemente und vergleicht das vordere Parachordale mit der (hinteren) Balkenplatte, und das hintere Parachordale mit dem mesotischen Knorpel der Amphibien.

Die Art, wie die Verbindung des Kiemenskelettes mit dem Schädelbalken zu stande kommt, schildert SCHAFFER anders als oben dargestellt. Nach SCHAFFER wächst das dorsale Ende des Branchiale I (s. u.) in einen nach vorne gerichteten parachordalen Knorpelstab aus, der mit dem kaudalen Ende des Schädelbalkens verwächst. In Einklang mit der SEWERTZOFF'schen Darstellung ist diese Angabe nur durch die Annahme zu bringen, daß zwar eine selbständige prochondrale Anlage des Parachordale (resp. des vorderen und hinteren Parachordale) besteht, die Verknorpelung aber kontinuierlich vom Branchiale I nach vorn hin fortschreitet. Jedenfalls sind hier noch so viel Widersprüche vorhanden, daß die Dinge schlechterdings neu untersucht werden müssen.

Die Verbindung, die der erste Kiemenbogenknorpel mit dem Parachordale eingeht, hat wohl zu der Anschauung HATSCHEK's geführt, daß das Parachordale und der Balken des Ammocoetesschädels als dorsale Elemente (Stützplatten) der ersten (zwei?) Kiemenbogen aufzufassen seien.

Die vorderen Parachordalia liegen anfangs erheblich hinter der Chordaspitze, so daß diese selbst in die vordere basikraniale Fontanelle frei vorspringt (Fig. 326, 327). Später dehnen sich die Knorpelmassen weiter nach vorne aus, doch ragt auch noch beim metamorphosierten Tier die Spitze der Chorda über den Vorderrand der Basalplatte frei vor (Fig. 329). Die beiderseitigen Parachordalia kommen streckenweise auch dorsal und ventral von der Chorda zur Vereinigung, so daß eine einheitliche Basalplatte resultiert, in der die Chorda zeitlebens erhalten bleibt.

Die Ohrkapsel findet PARKER schon bei einem 7,8 mm langen Embryo von Petromyzon Planeri verknorpelt und nur mit einer großen Lücke in der medialen Wand (primäre Fenestra acustica) versehen, im übrigen von dem Parachordale durch einen Zwischenraum getrennt. Im Laufe der weiteren Entwickelung verbreitert sich das Parachordale in der Mitte der Ohrgegend und verbindet sich eine Strecke weit

mit dem medial-ventralen Rande der Ohrkapsel, unterhalb der Fenestra acustica. Dies geschieht noch vor der Metamorphose (Fig. 326—328).

Fig. 326.

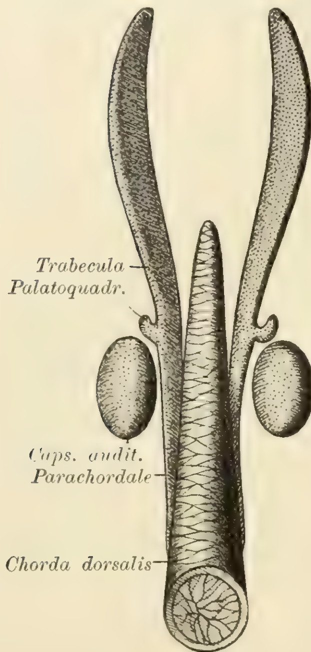


Fig. 327.

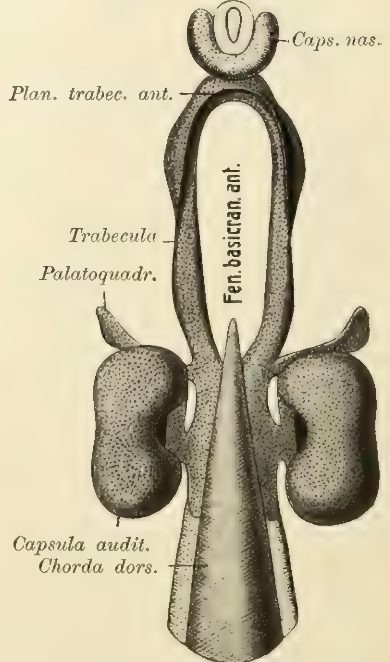


Fig. 326. Schädelanlage bei einem 7,8 mm langen Embryo von Petromyzon Planeri; von unten. 100mal vergr. Nach W. K. Parker.

Fig. 327. Schädel einer 6 Zoll langen Larve von Petromyzon fluviatilis; von oben. 10mal vergr. Nach W. K. Parker.

Durch die primäre Fenestra acustica, wie ich die große Lücke der medialen Wand (Fig. 329) nennen will, tritt der N. acusticus in die Ohrkapsel. Vor der Ohrkapsel tritt der Trigeminus aus, hinter der Ohrkapsel der Glossopharyngeus und Vagus. Der Facialis tritt, wie Schneider (1879) fand, und Wiedersheim (1880) und Hatschek (1892) bestätigen, mit dem Acusticus in die Ohrkapsel und verläßt diese wieder durch ein Foramen, das vorne an ihrem Boden gelegen ist. Dies Verhalten gleicht dem, das manche Urodelen zeigen. (Parker läßt den Facialis mit dem Trigeminus zusammen vor der Ohrkapsel auftreten, also wie bei den Anuren; doch findet sich auf einer seiner Abbildungen das Foramen des Ohrkapselbodens, das Schneider als Facialisaustrittsöffnung bezeichnet. Seine Bedeutung ist Parker unbekannt geblieben. Neumayer erwähnt von den Nerven und ihrem Verhalten zum Schädel gar nichts.)

Erst bei der Metamorphose tritt im Gebiet der vorderen Ohrkapselhälfte eine obere Randleiste am medial-dorsalen Rande der Kapsel auf, die medialwärts in das häutige Schädeldach vorspringt und auch (aber sehr spät, Bujor) eine Strecke weit mit der der anderen Seite verschmilzt, so ein schmales Knorpeldach der Schädelhöhle bildend. Außerdem geht die Leiste einer jeden Seite in die Seitenwand der Orbito-temporalregion kontinuierlich über (Fig. 329). Die gleiche Randleistenbildung zeigen die Anuren.

Die Trabeculae, die anfangs vorn frei endigen, vereinigen sich später mit ihren Vorderenden, so daß eine quergelagerte Platte

(vordere Trabecularplatte möge sie heißen) und eine große Fenestra basicranialis anterior zu stande kommen (Fig. 326, 327). Noch vor der Metamorphose beginnt sich vorn im Anschluß an den oberen Rand des Schädelbalkens die Schädelseitenwand der Orbito-temporalregion zu bilden. Erst bei der Metamorphose kommt es (PARKER und BUJOR zufolge) zu einer vollständigen Verknorpelung der Schädelseitenwand, in der jedoch eine große Lücke ausgespart bleibt, die vom Opticus (und den anderen Augenmuskelnerven?) zum Durchtritt benutzt wird. Es bildet sich somit ein hinterer Seitenwandpfeiler (vor der Ohrkapsel), der mit dem vorderen Seitenwandpfeiler durch eine dorsale Randspange vereinigt wird, sich aber außerdem über dem Trigeminus mit der Ohrkapsel verbindet. So kommt zwischen der letzteren und der

Fig. 328.

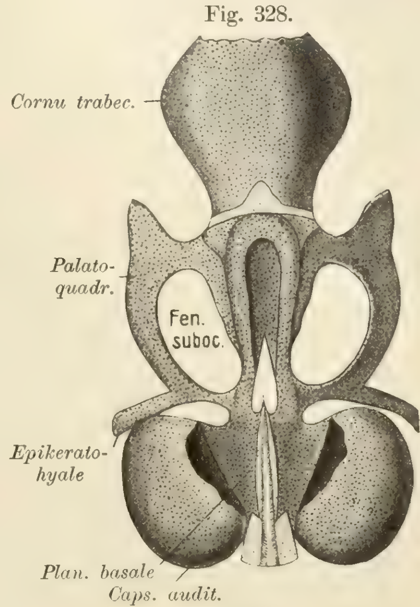


Fig. 329.

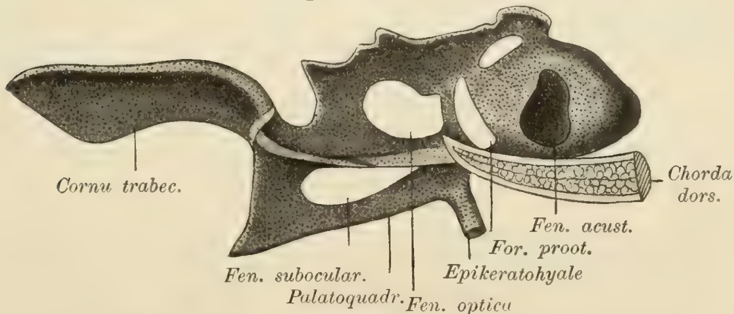


Fig. 328. Schädel eines noch nicht völlig umgewandelten Petromyzon marinus von 4 Zoll Länge. 8mal vergr. Von oben, ohne die Nasenkapsel, Lippen- und Zungenknorpel. Nach W. K. PARKER.

Fig. 329. Schädel eines kürzlich umgewandelten Petromyzon marinus von 5 Zoll Länge, median durchschnitten. Rechte Hälfte von innen; ohne Nasenkapsel, Lippen und Zungenknorpel. 8mal vergr. Nach W. K. PARKER.

In den Figg. 327 (p. 630) und 328 bestehen die getönten Partieen, PARKER's Angaben zufolge, aus „hard cartilage“, die ungetönten, nur punktierten aus „soft cartilage“.

orbitotemporalen Schädelseitenwand ein Foramen zu stande, das durchaus dem Foramen prooticum der Amphibien gleicht (Fig. 329). Einer Angabe von WIEDERSHEIM zufolge scheint auch der Abducens hier auszutreten. Es findet ferner eine beträchtliche Einengung der Fenestra basicranialis anterior statt, indem in deren vorderer, beim

Ammocoetes nur membranös geschlossener Hälfte zwischen beiden Trabekeln sich ein knorpeliger Schädelboden ausbildet. Nach Parker entsteht derselbe selbständig („hintere Intertrabecula“ Parker's), verbindet sich aber bald mit den Trabekeln und der vorderen Trabecularplatte. Der hintere Teil der Fenestra basicranialis anterior bleibt zeitlebens offen; er entpricht der Fenestra hypophyseos der Gnathostomata. Die Existenz dieser Oeffnung bei den Cyclostomen ist bei dem ganz anderen Verhalten der Hypophyse ganz besonders von Interesse.

Zu den Skelettteilen der Ethmoidalregion gehören beim erwachsenen Petromyzon die breite Platte, die Parker als Cornu trabeculae bezeichnet (hintere Deckplatte des Mundes Joh. Müller's, posterior dorsal cartilage Huxley's), sowie die Nasenkapsel. Die unpaare Nasenkapsel entsteht schon beim Ammocoetes um das Geruchsorgan herum und hängt mit der Trabecularplatte zusammen. Genaueres über die Art dieses Zusammenhanges sowie über die Art der Kapselbildung findet sich bei Parker nicht. Beim umgewandelten Petromyzon zeigt sie sich in Zusammenhang mit der vorderen Trabecularplatte sowie mit dem sog. Cornu trabeculae und ist nach vorn sowie nach hinten gegen das Cavum cranii offen. Die breite, als Cornu trabeculae bezeichnete Platte entsteht erst bei der Metamorphose, und zwar nach Schaffer aus einer Schleimknorpelplatte, die beim Ammocoetes unter und vor der Nasenkapsel liegt und auf deren Kosten sich auch die Nasenkapsel selbst vervollständigt.

Die visceralen Skelettteile von Petromyzon sind in ihrer speciellen Bedeutung noch sehr strittig. Huxley deutet den knorpeligen Subocularbogen als Palatoquadratum, Parker glaubte auch Repräsentanten des ventralen Abschnittes des Mandibularbogens zu erkennen. Zum Hyalbogen werden einige in der Umgebung des vorderen Teiles der Mundhöhle gelegene Stücke, sowie das sog. Extrahyale gerechnet; Branchialbogen endlich sind 7 vorhanden. Außerdem giebt es noch eine Anzahl Knorpel, die als Lippenknorpel aufgefaßt werden. Da manche der Auffassungen noch unsicher sind, so ist im Nachfolgenden eine andere Gruppierung befolgt.

Der von Huxley als Palatoquadratum gedeutete Teil, der beim erwachsenen Petromyzon einen Subocularbogen bildet, erscheint nach Parker bei der sehr jungen Larve nur in Form eines vom Schädelbalken ausgehenden kurzen Knorpelfortsatzes, der vor der Ohrkapsel nach der Seite vorspringt. Parker betrachtet speciell diesen zuerst entstehenden Abschnitt als Pedicle, d. h. als homolog dem Proc. basalis des Palatoquadratums der Anuren. Dieser Zustand bleibt bis zur Metamorphose bestehen. Bei dieser entwickeln sich dann noch — in einer larval vorhandenen Schleimknorpelmasse — das breite Knorpelband, das unter dem Auge hinzieht, die vordere Verbindung desselben mit der Schädelbasis in der Gegend der vorderen Trabecularplatte und der von Parker als praepalatine cartilage bezeichnete Vorsprung.

Daß der so gebildete Subocularbogen die allergrößte Aehnlichkeit mit dem der Anurenlarve besitzt, ist zweifellos. Die vordere Verbindung würde der Commissura quadrato-cranialis anterior entsprechen. Von besonderem Interesse ist, daß der hintere Teil des Palatoquadratums in Kontinuität mit dem neuralen Cranium, als ein Fortsatz desselben, entsteht. Ist Huxley's Auffassung der Teile richtig, so kann in der Existenz eines Palatoquadratums ein Moment gesehen werden, das zu Gunsten der Ableitung der Cyclostomen von Gnathostomen spricht.

Knorpel in der Umgebung der Mundöffnung und des vorderen Teiles der Mundhöhle. Die in der Umgebung der Mundöffnung und des vorderen Teiles der Mundhöhle gelegenen Knorpel fehlen auf dem Ammocoetesstadium und treten erst bei der Metamorphose auf. Nach BUJOR und SCHAFFER entstehen sie in Schleimknorpelmassen des Ammocoetes. Die Skelettteile, um die es sich handelt, sind die, welche von PARKER, hauptsächlich im Anschluß an HUXLEY, als selbständige Lippenknorpel, als Repräsentanten des ventralen Mandibularbogenabschnittes und als solche des Zungenbeinbogens aufgefaßt werden. Zu den Lippenknorpelbildungen werden von PARKER gerechnet: der Halbringknorpel (vordere Deckplatte des Mundes, medianer oberer Lippenknorpel), die Plättchenknorpel (Antero-lateralknorpel), die Rhomboidalknorpel (Postero-lateralknorpel) und der Ringknorpel (Unterlippenknorpel, im Gegensatz zu den fünf erstgenannten, die Oberlippenknorpel repräsentieren); zum ventralen Teil des Mandibularbogens: die lateralen Mandibularia (Dornfortsätze des Ringknorpels, P. FÜRBRINGER) und das mediane Mandibulare (Copula, P. FÜRBRINGER); zum Zungenbeinbogen: das Epikeratohyale (styliform und cornual, HUXLEY), die Zungenknorpel oder das Linguale (Basihyale, PARKER) und das sog. Extrahyale, das vom Epikeratohyale zum Branchialskelett zieht (s. Hyobranchialskelett). Die erste Andeutung des Epikeratohyale findet PARKER schon beim Ammocoetes als kleinen Auswuchs am Hinterrande der Knorpelspange, die die erste Anlage des sog. Palatoquadratums darstellt (des Pedicle nach PARKER) (Fig. 328).

Zweifelhafter Natur sind besonders die als Mandibularia und die als hyale Elemente gedeuteten Stücke. Die vordere obere Deckplatte hat schon HUXLEY mit den Oberlippenknorpeln der Anurenlarven, den Ringknorpel mit den (verschmolzenen) Unterlippenknorpeln derselben verglichen.

Hyobranchialskelett. Hierher gehören die 7 Branchialia mit dem Pericardialknorpel, sowie das sog. Extrahyale. Die Entwickelung dieser Teile von Petromyzon Planeri ist hauptsächlich von DOHRN (1884) untersucht worden; ich folge im wesentlichen seiner Darstellung.

Bei Ammocoetes werden 8 Visceralspalten angelegt, von denen aber die vorderste, der Hyomandibularspalte der Gnathostomen entsprechende, nicht zum Durchbruch kommt. Aus den übrigen sieben gehen die Kiemensäcke hervor, deren vorderster also als hyobranchialer im Sinne der Gnathostomen zu bezeichnen ist. Durch die Visceralspalten werden die Visceralbogen abgetrennt, deren vorderster, wie bei den Gnathostomen, den Mandibularbogen repräsentiert. Der auf die letzte Spalte folgende hinterste Visceralbogen wird kaudal vom Pericardium begrenzt. Ein innerer Zusammenhang zwischen den sich anlegenden Visceralbogen und -säcken einerseits und den mesodermalen Somiten andererseits besteht nicht; die Segmentierung des Kiemenapparates erfolgt unabhängig von jenen (KOLTZOFF 1902). In den eigentlichen Kiemenbogen, deren Reihe also mit dem 3. Visceralbogen beginnt, liegen bei 4 mm langen Ammocöten als abgerundete Schläuche die Kopfhöhlen, umgeben von Mesodermzellen und außen von Ektoderm, innen von Entoderm begrenzt. Nachdem die Bogen ihre ursprüngliche Stellung etwas verändert haben, so daß sie nun mit ihrer Querachse schräg zur Körperachse stehen, erscheint in

jedem eigentlichen Kiemenbogen der ursprüngliche Gefäßbogen, und zwar hart an der inneren Kante des Bogens, während zugleich die Zellen des ursprünglichen Muskelschlauches sich in eine parietale und eine viscerale Reihe ordnen. Endlich entsteht auch gleichzeitig durch Verdichtung der Mesodermzellen vor dem Muskelschlauch die Anlage des Kiemenknorpels, die nun von hier aus dorsal- und ventralwärts weiterwächst. Dorsal legt er sich an die Chorda, ventral umfaßt er die ganzen Kiemen bis an den durch die Thyreoidea in zwei Aeste gespaltenen Arterienstiel. Der Muskelschlauch sondert sich im Verlauf der weiteren Entwickelung in eine innere (Adductoren-) und eine äußere (Constrictoren-)Gruppe; der Muskulatur lagert sich eine Strecke weit der Knorpelbogen ein, der im übrigen schon frühzeitig mehrfache Biegungen macht, so daß er bald visceralwärts, bald parietalwärts von der Muskulatur gefunden wird. Die anfangs voneinander getrennten 7 Kiemenbogen jeder Seite (der vorderste liegt hinter dem ersten Kiemenloch, umgreift dasselbe aber auch von vorn durch eine besondere, kopfwärts gerichtete Knorpelschlinge; s. Fig. 331) bleiben nun nicht isoliert, sondern treten mehrfach miteinander in

Fig. 330.

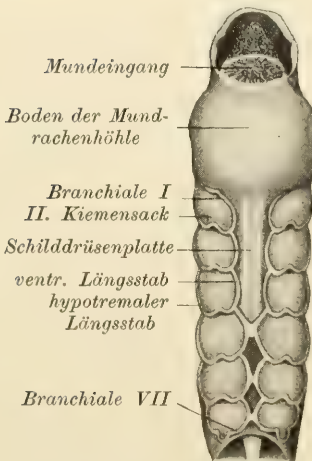


Fig. 331.

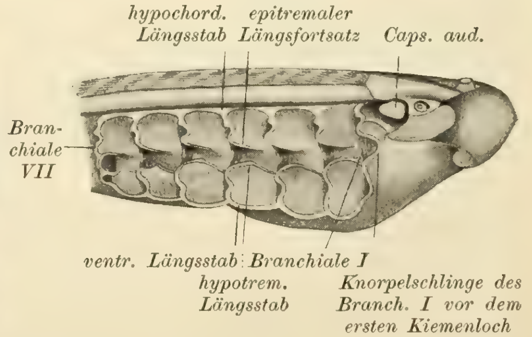


Fig. 330. Vorderende eines 15 cm langen Ammocoetes mit freipräpariertem Kiemenskelett, von der ventralen Fläche gesehen. Fast 2mal vergr. Nach J. Schaffer.

Fig. 331. Dasselbe Objekt wie Fig. 330, nach Entfernung der ventralen und dorsalen Körpermuskulatur der rechten Seite mit vollkommen freigelegtem Kiemenskelett. Nach J. Schaffer.

Verbindung: es entstehen die von Schaffer als hypochordaler, epitremaler, hypotremaler und ventraler Längsstab bezeichneten Bildungen (Fig. 330 und 331). Die dorsalen Enden der 6 hinteren Bogen, die sich dicht an die Chorda anlagern, von der Elastica aber durch eine Bindegewebsschicht getrennt bleiben, verwachsen untereinander zu einem hypochordalen Längsstab, der vorn mit einer vom zweiten Branchiale ausgehenden, vorwärts gerichteten Spange über dem zweiten Kiemensack frei endet (Fig. 331). Auch die beiderseitigen hypochordalen Stäbe können unterhalb der Chorda sich streckenweise miteinander vereinigen. Das dorsale Ende des vordersten Kiemenbogens geht dagegen (schon prochondral) eine Verbindung mit dem kaudalen Ende des hinteren Parachordale ein, das der Chorda unmittelbar anliegt (Sewertzoff; s. oben). Wie die dorsalen, so

verwachsen auch die ventralen Enden, und zwar aller 7 Kiemenbogen, zu einem ventralen Längsstab; die ventralen Längsstäbe beider Seiten zeigen je 6 medianwärts gerichtete Ausbiegungen, von denen die hinteren 3 Paare in der Mittellinie verwachsen, während die vorderen drei Paare durch die Thyreoidea auseinandergedrängt bleiben (SCHAFFER, s. Fig. 330). Jeder der 6 hinteren Bogen entwickelt ferner einen longitudinalen Fortsatz, der oberhalb des vor dem Bogen gelegenen Kiemenloches nach vorn zieht, den davor gelegenen Bogen aber nicht erreicht. Ein zusammenhängender epitremaler Längsstab existiert also nicht, sondern nur 6 epitremale Fortsätze. Dagegen kommt durch hypotremale Längsspangen, die von den hinteren 6 Bogen ausgehen, ein kontinuierlicher hypotremaler Längsstab zu stande (Fig. 330 u. 331). Die sog. Längsstäbe sind somit sekundäre Bildungen.

Wie die Knorpelschlinge des ersten Bogens, die das erste Kiemenloch vorn umgreift, entsteht, scheint noch nicht direkt beobachtet zu sein; es liegt nahe, sie aus der Vereinigung eines epi- und eines hypotremalen Fortsatzes des ersten Bogens abzuleiten. So faßt wohl auch SCHNEIDER sie auf.

Bei der Metamorphose erfährt das Branchialskelett einige Veränderungen, deren wichtigste folgende sind. Es entsteht das von PARKER sogenannte Extrahyale, d. h. ein achter, vor der ersten Kiementasche gelegener Querstab, der bestimmt ist, das Branchialskelett mit dem Epikeratohyale zu verbinden. Nach NESTLER und SCHAFEER bildet sich dieser, wohl zweifellos zum Zungenbeinbogen zu rechnende und den Branchialbogen homodyname Knorpelstab im hinteren Rande einer schon von SCHNEIDER beschriebenen großen Schleimknorpelplatte, die die Mundrachenhöhle umgiebt, und zwar (NESTLER) ebenso wie die übrigen Visceralbogen, d. h. in der Mitte beginnend. Später erst verbindet sich sein unteres Ende knorpelig mit dem vorderen Ende des ventralen Längsstabes, während das obere sich an das Epikeratohyale anschließt. Von der Knorpelschlinge, die die erste Kiemenöffnung umgiebt, wächst ferner ein Fortsatz nach vorn, der sich mit dem Extrahyale verbindet.

In einem Ausnahmefall beobachtete SCHAFFER die Knorpelspange bereits bei einem 9 cm langen Ammocoetes, wenigstens auf der einen Seite. Der Bezeichnung Extrahyale liegt die Vorstellung zu Grunde, daß das ganze Kiemenskelett von Petromyzon ein „äußeres“ sei. Da diese Anschauung aber wohl aufzugeben ist, so wird auch die obige Bezeichnung inkorrekt, doch habe ich sie vorläufig beibehalten, da erst eine erneute Bearbeitung des Gegenstandes eine bessere Nomenklatur feststellen kann.

Weitere Veränderungen des Branchialskelettes, die bei der Metamorphose auftreten, sind: die Bildung des Pericardialknorpels hinter dem Branchialskelett und in Zusammenhang mit dem letzten Bogen (also nicht auf schleimknorpeliger Grundlage), ferner (was wenigstens aus PARKER's Abbildungen zu folgen scheint) eine vollkommenere Verschmelzung der beiderseitigen ventralen Längsstäbe, weiterhin das Auftreten zahlreicher kleinerer (schleimknorpelig präformierter) Fortsätze an den einzelnen Branchialbogen. Endlich scheinen auch die ringförmigen Knorpel um die einzelnen Kiemenöffnungen, die BORN bei Petromyzon marinus beschreibt, und NESTLER bei P. Planeri bestätigt, bei der Metamorphose zu entstehen. Verfolgt wurde ihre Bildung bisher nicht.

DOHRN, dessen Darstellung von der Entwickelung der Kiemenbogen bei Ammocoetes ich oben gefolgt bin, kommt auf Grund dieser Entwickelung zu dem

Schluß, daß die Kiemenbogen der Petromyzonten denen der Selachier, also überhaupt denen der Gnathostomen homolog sind, und widerspricht damit der von Rathke, Cuvier, J. Müller, Gegenbaur und Balfour vertretenen Vorstellung, daß die Kiemenbogen der Petromyzonten als „äußere" denen der Gnathostomen (als „inneren") gegenüberzustellen, dagegen den bei manchen Selachiern vorhandenen äußeren Kiemenbogen zu homologisieren seien (s. Selachii). In dieser Auffassung schließt sich Goette (1901) an Dohrn an; sie darf als ziemlich gesichert angesehen werden. Die Kontinuität der Bogen bei den Cyclostomen betrachtet Dohrn als den ursprünglichen Zustand. Der weitere Schluß von Dohrn, daß die sekundär entstehenden Längsauswüchse der Bogen bei Petromyzon letzte Andeutungen von Radien seien, wird dagegen von Goette nicht angenommen; nach letzterem können die Cyclostomen keine Radien besitzen, weil ihnen Hautkiemen und Septen fehlen.

Von der durch Dohrn gegebenen Darstellung weicht die Schilderung von v. Kupffer (1895) in sehr wichtigen Punkten ab. Kupffer bestätigt allerdings, daß die vertikalen aber stark sich krümmenden Knorpelstäbe des Kiemengitters von Ammocoetes sich kontinuierlich entwickeln und stimmt auch bezüglich des ventralen und des hypotremalen Längsstabes mit Dohrn überein, läßt den hypochordalen Längsstab aber vollständig im parachordalen Gewebe entstehen und die dorsalen Enden der Kiemenbogen mit ihm verwachsen. Außerdem aber vindiziert Dohrn nur dem hypochordalen Längsstab einen mesodermalen Ursprung, läßt dagegen die Kiemenbogen selbst aus dem Ektoderm entstehen, und zwar aus einer inneren, von ihm als Branchiodermis bezeichneten Schicht desselben, die sich in der ganzen Ausdehnung der Branchialregion vom Auge an bis zum Oesophagus, und zwar nur an der ventralen Seite, findet. Diese Branchiodermis entwickelt, nach Kupffer, schon vor dem Durchbruch der Kiementaschen leistenförmige Verdickungen hinter jeder Kiementasche, die sich dann abschnüren und zu den Kiemenknorpeln werden. Auch hinter der Hyomandibularspalte bildet sich die entsprechende Leiste. Somit würden die Kiemenbogen der Petromyzonten als ektodermale Bildungen mit den mesodermalen Bogen der Selachier gar nicht vergleichbar sein. Hierzu hat denn auch Dohrn (1902) sich nochmals geäußert. Dohrn erkennt die Branchiodermis Kupffer's als ektodermale Bildung an, betrachtet sie aber als hervorgegangen aus einer Proliferation der Ganglienleistenzellen. Im übrigen nimmt er Kupffer's Darstellung von der ektodermalen Natur der Kiemenknorpel an, sieht aber gerade darin eine Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Selachiern, wo sich, nach ihm, die Kiemenknorpel ebenfalls ektodermal entwickeln sollen (s. auch Selachier, sowie die Bemerkungen im allgemeinen Teil, p. 589). Auch die Schleimknorpel sind nach Dohrn ektodermaler Herkunft. — Der Vorstellung von der ektodermalen Entstehung der Petromyzon-Kiemenknorpel widerspricht Goette (1901).

Selachier.

A. Neuraler Teil des Craniums.

Die Entwickelung des Neurocraniums der Selachier ist 1878 durch W. K. Parker, in der neuesten Zeit (1899) durch Sewertzoff bearbeitet worden, so daß wenigstens einige Hauptvorgänge jetzt klar liegen. In manchen Punkten, namentlich bezüglich der vorderen Schädelregion, sind allerdings auch hier neue Untersuchungen nötig. Ich lege die Sewertzoff'schen Befunde, die an Acanthias und Pristiurus gewonnen sind, der nachfolgenden Darstellung zu Grunde; nur die Bezeichnungen sind stellenweise im Interesse einer einheitlichen Nomenklatur geändert, und außerdem sind an einigen Punkten Ergänzungen nach den Angaben anderer Forscher beigefügt.

Einige Angaben über die Segmentierung des Gesamtkopfes der Selachier sind vorauszuschicken. Bei Scyllium und Pristiurus wies van Wijhe (1882) auch im Kopfgebiet eine Gliederung des dorsalen Mesoderms nach und beschrieb die neun vorhandenen Segmente als Somite (Ursegmente). Die Somitennatur der 4 Segmente des Vorderkopfes wird bestritten (Rabl 1889). C. K. Hoffmann schloß sich (1894) der Darstellung und Auffassung von van Wijhe an, fand aber, daß bei Acanthias noch das 10. Segment sich am Aufbau des Kopfes beteilige, und schloß daraus, daß bei Acanthias die Grenze zwischen Kopf und Rumpf um ein Ursegment weiter kaudal liege als bei den oben genannten Haien. Alle Segmente liefern Bindegewebe; das der Labyrinthregion entstammt nach van Wijhe dem 4. bis 6. Segment, während das für den Aufbau der Occipitalregion von den letzten 4 Segmenten

geliefert wird. SEWERTZOFF schließt sich bezüglich der Kopfsomitenzahl bei Acanthias an C. K. HOFFMANN an (10 Somite, davon 6 metotische; das erste Occipitalmyotom geht aus dem zweiten metotischen Somit, d. h. dem 6. Segmente der Gesamtreihe, hervor), läßt aber die 5 hinteren Somite (6—10) sich am Aufbau der Occipitalregion beteiligen. Im übrigen hält er an der HOFFMANN'schen Vorstellung fest, daß der Acanthiasschädel ein Segment länger sei als der Pristiurusschädel: bei Pristiurus fand auch er nur die 9 VAN WIJHE'schen Somite, von denen die 4 hinteren die Occipitalregion liefern. Demgegenüber hat BRAUS (1899) bei Spinaciden und Scylliiden 11 Kopfsomite (davon 7 metotische) festgestellt, die nach der von FÜRBRINGER vorgeschlagenen Nomenklatur als *t*—*z* zu bezeichnen sind, und ist zu dem Schluß gekommen, daß bei den früheren Autoren ein Irrtum in der Bestimmung der kranio-vertebralen Grenze vorgekommen sei. Auch die von VAN WIJHE untersuchten Formen sowie Acanthias besitzen 11 Kopfsomite, von denen 7 als metotische zu bezeichnen sind. (Das vierte Kopfsomit ist durch seine Lage neben der Ohrblase charakterisiert; es wird allgemein noch zu den prootischen gerechnet. Nur KOLTZOFF plädiert auf Grund der Befunde bei Petromyzon dafür, es als erstes metotisches zu bezeichnen. Ich schließe mich im Nachfolgenden der konventionellen Bezeichnung an, nach der als erstes metotisches Somit das fünfte der Gesamtreihe bezeichnet wird, das, wie schon VAN WIJHE feststellte, wieder zu Grunde geht und jedenfalls keine bleibenden Muskelfasern entwickelt.)

Zu ganz besonders interessanten Resultaten ist neuerdings (1902) FRORIEP bei der Untersuchung von Torpedoembryonen gelangt. FRORIEP findet, daß auf sehr jungen Stadien die Urwirbelreihe bis zur rostro-dorsalen Ecke der ersten Visceraltasche sich erstreckt und ebensoweit auch specifisch differenzierte Chorda reicht, während von hier an rostralwärts sich ein Mesoblastabschnitt anschließt, der sich nicht gliedert, und ein Chordaabschnitt, der weich und hinfällig bleibt. Die Anlage der Ohrgrube entspricht auf diesem jungen Stadium den vordersten Urwirbeln, so daß also alle Urwirbel als metotisch zu bezeichnen wären. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung werden die vordersten der 13 Kopfurwirbel — in rostrokaudaler Richtung — in Mesenchym aufgelöst, das die Anlagen der späteren Parachordalia liefert. Diese wären danach in ganzer Ausdehnung spinaler Herkunft. Der ungegliederte präspinale Mesoblast wächst sehr stark heran und bildet den präspinalen Kopfbezirk nebst den Visceralbogen. — Ein weiteres Eingehen auf die vielen Angaben in betreff der Kopfsegmentierung der Selachier gehört nicht hierher. (Literatur, außer den genannten Arbeiten, besonders noch: DOHRN [zahlreiche „Studien"], KILLIAN, KOLTZOFF u. A.)

Die ersten Anlagen des Kopfskelettes erscheinen nach SEWERTZOFF bei Acanthias und Pristiurus zu einer Zeit, wo die anderen Organe des Kopfes schon einen ziemlich hohen Grad der Ausbildung erlangt haben (etwa dem Stadium L von BALFOUR entsprechend). Mundöffnung und Kiemenspalten sind durchgebrochen; Auge, Ohr, Nase haben die ersten Stadien ihrer Entwickelung durchgemacht, am Gehirn sind die Hauptabschnitte ausgebildet, und die Kopfbeuge ist sehr stark ausgesprochen. Die ersten Skelettteile, die auf diesem Stadium sichtbar werden, erscheinen als zwei lange Streifen von prochondralem Gewebe, zu beiden Seiten des vorderen Chordaabschnittes. Sie entstehen zuerst in der Ohrregion, ventral von den Ohrblasen, und von hier aus schreitet ihre Bildung in rostraler und kaudaler Richtung fort. Rostral reichen sie bis in die Gegend des Facialisaustrittes und hören hier mit quer verlaufendem Rande auf; die Chorda dorsalis erstreckt sich aber, und das ist auch auf einigen späteren Stadien noch der Fall, noch eine Strecke weit frei über diesen Rand hinaus nach vorn, um in der Infundibularregion des Gehirnes mit einem dünnen, ventral umgebogenen Ende aufzuhören (Fig. 334). Kaudalwärts setzt sich die Bildung der parachordalen Skelettstreifen ohne Grenze auf das Rumpfgebiet fort. Die parachordalen Skelettstreifen bilden die erste Anlage des chordalen Schädelabschnittes und des vorderen Teiles der Wirbelsäule. Eine Abgrenzung dieser beiden Gebiete ist anfangs nicht gegeben, aber doch ist eine Zerlegung des Parachordalstreifens jeder Seite in zwei Abschnitte möglich: in einen vorderen unseg-

mentierten (Pars otica) und einen hinteren segmentierten (Pars occipitalis). In der Ohrblasengegend bilden sich die genannten Streifen aus indifferentem Mesodermgewebe und lassen weiter keine Besonderheiten erkennen; hinter der Ohrblase dagegen, oder genauer, hinter der Vaguswurzel zeigen sie Andeutungen einer Segmentierung, die in enger Beziehung zu der Metamerie der Myotome und Spinalnerven dieser Gegend steht. Hinter dem Vagus beginnt die Myotomreihe des Körpers, und genau dem Myocomma zwischen je zwei Myotomen entsprechend zeigt der prochondrale Streifen neben der Chorda eine Erhebung. Von jeder dieser wellenförmigen metameren

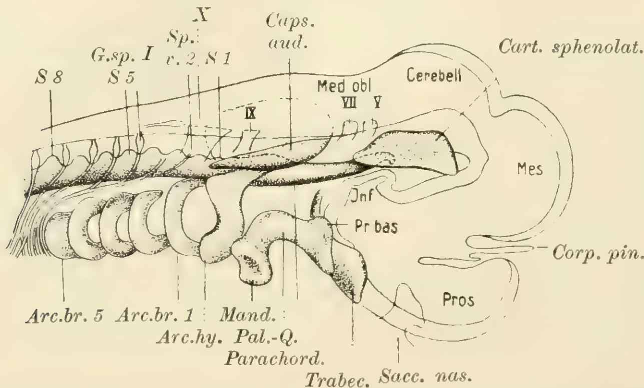


Fig. 332. Graphische Rekonstruktion (nach Sagittalschnitten) des Kopfskelettes und des Nervensystems eines Embryo von Acanthias vulgaris. Nach Sewertzoff. Der Kiefer- und der Zungenbeinbogen bestehen aus jungem Knorpel, die 5 Branchialbogen befinden sich noch auf prochondralem Stadium. *S 1* u. s. w. Skelettsegmente der Occipitalregion; hinter *S 5* bildet sich nach Sewertzoff die craniovertebrale Grenze aus. *Sp.v.* ventrale Spinalnervenwurzel. *Sp.d.* dorsale Spinalnervenwurzel. *G.sp* Ganglion spinale. Die übrigen Abkürzungen erklären sich selbst.

Erhebungen, die Skelettsegmente repräsentieren, geht das entsprechende Myocomma aus, und zwischen je zwei Erhebungen tritt eine ventrale Spinalnervenwurzel aus, um zu ihrem Myotom zu verlaufen (Fig. 332). Somit beginnt hinter dem Vagus das Gebiet des Körpers, in dem eine Metamerie des Muskel-, Nerven- und Skelettsystems ausgesprochen ist, und innerhalb dieses segmentierten Gebietes bildet sich später die Grenze zwischen Kopf und Rumpf aus. Demnach ist der Teil des axialen Skelettes, der später die Occipitalregion des Craniums bildet, auf frühen Stadien gleichzeitig mit der Wirbelsäule segmentiert; Sewertzoff zieht geradezu den Schluß, daß bei Pristiurus und Acanthias auf frühen Entwickelungsstadien die Occipitalregion nach ihren Merkmalen zum Rumpfe und nicht zum Kopfe gehört.

Die Verknorpelung der Parachordalplatten beginnt vorn und schreitet in kaudaler Richtung vor. Auch der Occipitalteil verknorpelt als ein einheitliches Ganzes, ohne daß dabei bestimmte Centrierungen (Bogen u. s. w.) auftreten. Von den beschriebenen Erhebungen fließen die vordersten über den trennenden Nerven zusammen, so daß diese nun (als Nn. occipitales) durch Kanäle der so entstandenen Occipitalregion austreten. Die vordersten bilden sich wieder zurück. Mit der Chorda zusammen bilden die beiden Parachordalia, soweit

sie dem Schädel zugeteilt werden, eine dorsalwärts konkave Platte, die die Basis cranii in der Occipital- und Labyrinthregion darstellt, die Basalplatte. Vorn schließt sie mit querem, anfangs von der Chorda dorsalis überragtem Rande (Sattellehne) ab (Fig. 334); hinten grenzt sie sich, aber erst verhältnismäßig spät, gegen die Wirbelsäule ab. Die Grenze ist jedoch schon vorher deutlich dadurch, daß sich in dem Gebiet der Parachordalstreifen, das der Rumpfregion zugeteilt wird, Wirbelbogen und Intercalaria ausbilden, während in dem davor gelegenen (Kopf-)Gebiet, wie erwähnt, die Skelettsegmente zu einer einheitlichen Masse zusammenfließen.

Segmentierung der Occipitalregion. Was die Zahl der Skelettsegmente (d. h. der wellenförmigen Erhebungen des Parachordale) anlangt, die in den Aufbau des Haifischschädels eingehen, so bestimmte Sewertzoff dieselbe, entsprechend der bereits einleitungsweise erwähnten Begrenzung des Kopfgebietes, bei Pristiurus auf 4, bei Acanthias auf 5. Das letzte Skelettsegment bei Pristiurus soll zum 5. metotischen Somit gehören und dem Myocomma zwischen ihm und dem 6. metotischen Somit entsprechen; bei Acanthias läge das letzte Skelettsegment erst zwischen dem 6. und 7. metotischen Somit: der Acanthiasschädel wäre um ein Skelettsegment länger als der Pristiurusschädel (s. o.). Infolge der Feststellung von Braus, daß die kranio-vertebrale Grenze wahrscheinlich bei den meisten Haien (jedenfalls bei Scylliiden und Spinaciden) an konstanter Stelle, nämlich zwischen dem 7. und 8. metotischen Somit liegt, verlangen jene Angaben Sewertzoff's eine Revision. Das Wahrscheinlichste ist wohl, daß in der Lagebestimmung der Skelettsegmente zu den Somiten ein Irrtum besteht, daß also in der That bei Acanthias 5, bei Pristiurus nur 4 Skelettsegmente in den Aufbau der Occipitalregion eingehen, bei beiden Formen aber das letzte dieser Segmente zwischen dem 7. und 8. metotischen Somit liegt. Die andere Möglichkeit, daß nämlich bei beiden Formen die kranio-vertebrale Grenze weiter kaudal liegt, als der Bestimmung von Sewertzoff entspricht, daß also bei beiden Formen 6 Skelettsegmente am Aufbau der Occipitalregion teilnehmen, hat weniger Wahrscheinlichkeit für sich, da ein Irrtum in der Bestimmung der kranio-vertebralen Grenze auf den späteren Stadien, wo das Skelett schon deutlich angelegt ist, wohl weniger leicht anzunehmen ist. Sewertzoff hat sich hierzu bisher nicht geäußert. (In dem Schema 1 der Fig. 325 sind die Befunde von Sewertzoff und von Braus im Sinne der ersteren Alternative miteinander kombiniert.) Im Zusammenhang mit der Frage nach der Zahl der metotischen Kopfsegmente steht die nach der Zahl der Nerven, die als occipitale Nerven dem Cranium einverleibt werden. Hoffmann und Sewertzoff finden embryonal ventrale Wurzeln vom 3. metotischen (= 7. van Wijhe'schen) Somite, also in der Fürbringer'schen Nomenklatur von v an, lassen aber die des 7. und 8. Somites wieder zu Grunde gehen und nur die des 9. und 10. erhalten bleiben, in Kanäle der Occipitalregion eingeschlossen. Da nach Braus auch der Nerv des 11. Gesamtsomites (als z) noch in den Schädel einbezogen wird, so müßten beim erwachsenen Acanthias drei occipitale Nerven die Occipitalregion durchsetzen, — was Sewertzoff thatsächlich in einem untersuchten Falle fand (aber anders deutete). Diese drei würden also x, y, z der Fürbringer'schen Nomenklatur entsprechen (s. Fig. 325, Schema 1). Daß hierin Varianten vorkommen, folgt aus einer Angabe von Fürbringer, der nur zwei occipitale Nerven (y, z) beim erwachsenen Acanthias konstatierte. Bei Pristiurus erhalten sich die ventralen Wurzeln y und z (Braus). Im Sinne der Auffassung von M. Fürbringeb (p. 597) stellt die Occipitalregion der Selachier ein protametameres Neocranium dar.

Erwähnung verdient noch der Befund von Braus, daß bei Spinax niger das erste Intercrurale in der Entwickelung deutlich ein Teil des Schädels ist, der mit der Schädelbasis zusammenhängt, dann aber sich von diesem ablöst und nun frei zwischen Schädel und erstem Crurale liegt. Dabei erfahren auch die Wurzeln des Nerven z eine interessante Verlagerung: während die dorsale Wurzel, die anfangs das erste Intercrurale durchsetzt, später wieder verschwindet, wird die ventrale, die anfangs zwischen dem Cranium und dem Intercrurale I liegt, vom Schädelknorpel selbst umwachsen und in einen Kanal desselben aufgenommen. Hier ist also ein Abgliederungsvorgang am hinteren Ende des Schädels ontogenetisch konstatierbar. Dagegen scheint für Squaliden mit Sicherheit noch kein Fall konstatiert zu sein, daß wirklich normalerweise, nach Ausbildung der primitiven Kranio-vertebralgrenze, sich noch ein Wirbel dem Cranium anschlösse. Eine hierauf bezügliche Angabe von Rosenberg (Carcharias betreffend) ist in ihrer Deutung noch nicht ganz klar.

Sehr interessante Vorgänge spielen sich endlich nach Braus während der Ontogenese bei Torpedo narce Risso ab. Es wird nämlich der erste Spinalnerv (der dem 8. metotischen Somite zugehört) in den Schädel aufgenommen, ohne daß sich dabei der 1. Wirbel dem Schädel anschließt. Der Grund hierfür ist wohl in der Ausbildung der beiden lateralen Occipitalgelenke zu sehen, die zur Folge hat, daß die medialen, nahe der Chorda gelegenen Skelettteile der Wirbelsäule zu Grunde gehen. Der erste Spinalnerv kommt so zunächst in eine Membran zu liegen, die zwischen dem Schädel und dem 1. Wirbel sich findet (während er bei den meisten Squaliden durch den Anfangsteil der Wirbelsäule verläuft), und wird dann von dem Schädelknorpel umwachsen, so daß er nun diesen durch einen Kanal durchsetzt. (Der gleiche Einschmelzungsprozeß am vorderen Ende der Wirbelsäule hat zur Folge, daß der zweite Spinalnerv aus der Wirbelsäule ausgeschaltet wird und schließlich zwischen Cranium und Wirbelsäule heraustritt.) Der 1. Wirbel geht wahrscheinlich ganz zu Grunde. Infolge der starken Reduktion der medialen Teile des vorderen Wirbelsäulenendes bleibt hier nur eine breite ligamentäre Verbindung zwischen Wirbelsäule und Cranium übrig, in die auch die Chorda aufgeht.

Der Vorgang der Assimilation von ursprünglich freien Spinalnerven, der bei Torpedo ontogenetisch verfolgbar ist, kann bei verschiedenen anderen Rochenformen aus dem Verhalten beim erwachsenen Tier erschlossen werden (Fürbringer 1897, Braus 1898 und 1899).

Chorda dorsalis. Beim Acanthiasembryo vom Stadium K nach Balfour macht das vordere Ende der Chorda dorsalis eine der Kopfbeuge entsprechende Krümmung ventralwärts; die vorderste Spitze ist sogar etwas kaudalwärts umgebogen (Rabl-Rückhard). Zwischen dem Scheitel der Krümmung und der Gehirnbasis

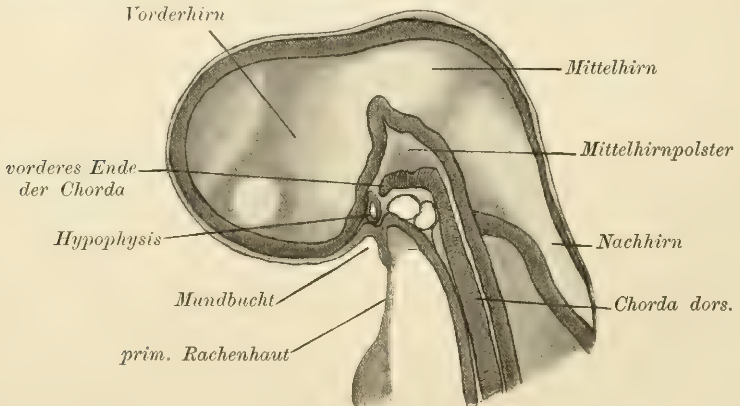


Fig. 333. Dorso-ventraler Längsschnitt des Kopfes eines Embryo von Acanthias vulgaris (Stadium K nach Balfour). Nach Rabl-Rückhard.

(in dem Winkel zwischen der Basis des Vorder-, Mittel- und Hinterhirns) liegt ein dickes, aus embryonalem Bindegewebe bestehendes und viele Gefäße einschließendes Mittelhirnpolster (s. p. 580). Wie Kölliker (1860) und Gegenbaur (1872) feststellten, umgiebt sich auch der Kopfteil der Chorda mit denselben Hüllen wie die Rumpfchorda. Es sind also bei Acanthias die Elastica interna, Faserscheide und Elastica externa zu unterscheiden; letztere trennt die Faserscheide von dem Knorpel der Parachordalia. Wie Gegenbaur weiter schildert, verschwindet später die El. externa, so daß der Knorpel der Faserscheide direkt an den Knorpel der Parachordalia anstößt und mit diesem am Aufbau der Basalplatte teilnimmt. Die Chorda selbst hat bei den verschiedenen Haien ein verschiedenes Schicksal. Bei Heptanchus, Mustelus, Centrophorus granulosus, Acanthias vulg. und Squatina (nach Kölliker), sowie bei Hexanchus, Cestracion und Centrophorus calceus (nach Gegenbaur) bleibt sie auch in der Basis des erwachsenen Schädels als ein dünner Strang vorhanden, der in einem dorsalwärts konkaven Bogen bis in die Sattellehne verläuft, wo er endet. (Da bei Acanthias embryonal das vordere Chordaende aus der Sattellehne herausragt, später aber nicht, so scheint eine Rückbildung wenigstens des vordersten Endes stattzufinden.) Scymnus und Mustelus sind Repräsentanten der Gruppe von Haien, bei denen die Schädelchorda embryonal wieder zu Grunde geht (Gegenbaur). — Das embryonale Bindegewebe des Mittelhirnpolsters, das bei jungen Embryonen

sehr reichlich entwickelt ist, wird später sehr reduziert und bildet schließlich nur einen die A. basilaris tragenden unbedeutenden Bindegewebsfortsatz der Pia mater (Rabl-Rückhard).

Die Ausbildung der Cranio-vertebralverbindungen wurde im speciellen noch nicht verfolgt.

Ueber die Bildung der Sattellehne s. u.

Die Anlage der Ohrkapsel wird nach Sewertzoff schon frühzeitig deutlich und erscheint als eine tellerförmige Verbreiterung des prochondralen Parachordale, ventral von der Mitte der Ohrblase. Irgendwelche Selbständigkeit kommt ihr nicht zu, sie bildet von vornherein ein Continuum mit der Parachordalplatte. Auch ihre Verknorpelung erfolgt nach Sewertzoff's Schilderung im Zusammenhang mit der der Parachordalplatte; von der anfangs nur den Boden der Kapsel bildenden Verbreiterung aus umwächst der Knorpel weiterhin das häutige Labyrinth, und zwischen Labyrinth und Gehirn bildet sich eine knorpelige Scheidewand. Sie wird zuletzt von allen Wänden vollständig. Auch dorsal bleibt das Labyrinth längere Zeit unbedeckt. Der Glossopharyngeus und der Vagus laufen anfangs hinter der Anlage der Ohrkapsel nach außen; durch die Verbindung des Occipitalteiles mit der Ohrkapsel werden sie in zwei Kanäle eingeschlossen. Ob dabei etwa zuerst ein einheitliches Foramen entsteht, das sekundär in zwei zerlegt wird, oder ob erst der Glossopharyngeus und dann selbständig der Vagus umschlossen wird, geht aus Sewertzoff's Darstellung nicht hervor.

Sewertzoff's Angaben über die Ohrkapsel können nur so verstanden werden, daß die ganze Kapsel im Anschluß an die Parachordalplatte verknorpelt; ein selbständiger Verknorpelungsherd, wie er bei niederen Wirbeltieren am lateralen Bogengang gewöhnlich vorkommt, würde danach bei Selachiern fehlen. Die Thatsache wäre, wenn richtig, auffallend.

Bald nach den Parachordalia werden im Gebiete des parachordalen Schädelabschnittes Skelettteile sichtbar: die Trabeculae cranii und die Cartilagines sphenolaterales, beide selbständig auftretend, im Gegensatz zu dem als Continuum mit der Wirbelsäule sich anlegenden chordalen Abschnitt. Die beiden Trabeculae cranii entstehen zu beiden Seiten der Hypophysis cerebri, zu einer Zeit, wo diese noch mit dem Mundhöhlenepithel in Zusammenhang steht, zwischen dem Epithel des Mundhöhlendaches und dem Infundibulum. Wie Fig. 332 zeigt, blickt in diesem Stadium infolge der starken Kopfbeuge die ventrale Fläche des Infundibulum kaudalwärts, und so kommt es, daß die Trabekel bei ihrer Entstehung nicht die axiale Fortsetzung der Parachordalia bilden, sondern etwa rechtwinklig gegen die letzteren gestellt sind. Dabei stößt das dorsale Ende einer jeden Trabecula an die Ventralfläche des gleichseitigen Parachordale, in kurzer Entfernung hinter dem Vorderrande desselben, an; das vordere, ventralwärts gerichtete Trabekelende erreicht vorerst den Nasensack nicht (Fig. 332). Etwas später als die Trabekel treten selbständig die Seitenwände der Orbito-temporalregion auf, die Sewertzoff als Alisphenoidplatten bezeichnet, die ich aber lieber Sphenolateralknorpel (Cart. sphenolaterales) nennen möchte, da sie zum Alisphenoid der Säuger keine Beziehung haben. Sie stellen anfangs (Fig. 332) zwei Platten von trapezoidaler Form dar, die mit ihren kaudalen Enden an die Vorderenden der Parachordalia zu liegen kommen und die axiale Verlängerung der letzteren bilden. Zwischen dem Sphenolateralknorpel und der Ohrblase treten der N. facialis und

der N. trigeminus aus, zwischen Sphenolateralknorpel und Trabekel verläuft der Opticus.

Wie Sewertzoff (1897) bemerkt, haben sich die Sphenolateralknorpel anscheinend in Zusammenhang mit der Augenmuskulatur, die bereits auf einem früheren Stadium auftritt, entwickelt. Sie dienen zur Anheftung der 4 Mm. rect. oculi und des M. obliquus superior.

Bald treten nun die getrennt entstandenen Teile des Primordialcraniums untereinander in Verbindung. Es verbinden sich die Trabekel untereinander, die Trabekel mit den Parachordalia, die Sphenolateralknorpel mit den Parachordalia und später auch mit den Ohrkapseln. Zugleich schreitet die Knorpelbildung im Anschluß an die bereits entstandenen Stücke vor. Die Vereinigung der Trabekel untereinander erfolgt zuerst vor der Hypophyse. Es entsteht dadurch eine breite Bodenplatte (Trabecularplatte, Sewertzoff) unter dem

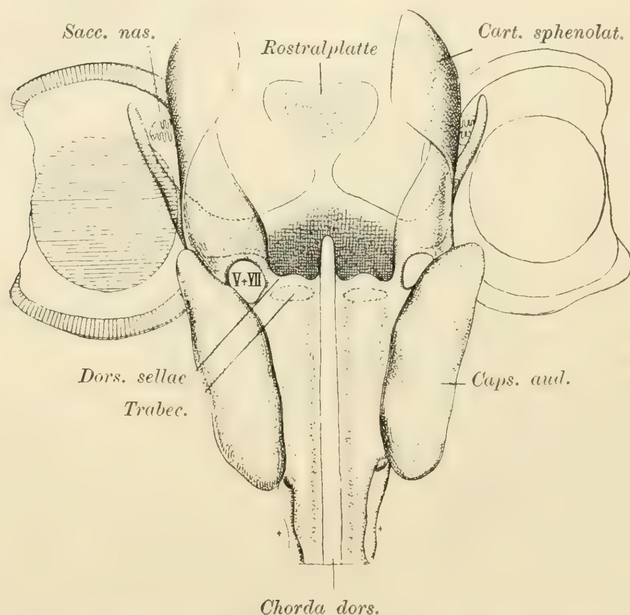


Fig. 334. Graphische Rekonstruktion (nach Frontalschnitten) des Kopfskelettes eines etwas älteren Embryo von Acanthias vulgaris, von oben. Nach Sewertzoff. ** Gegend der späteren Kranio-vertebral-Grenze.

Vorderhirn. In ihren dorsalen, die Hypophyse umgreifenden Abschnitten bleiben die Trabekel noch eine Zeitlang voneinander getrennt; später schließt sich auch diese Lücke; und damit ist ein kontinuierlicher knorpeliger Boden der Schädelhöhle in der Orbitotemporalregion gebildet. Die Vereinigung der Trabekel mit den Parachordalia erfolgt in der Weise, daß die Trabekel mit ihren dorsalen Enden an die Ventralfläche der Parachordalia anwachsen. Der embryonalen, durch die starke Kopfbeuge bedingten Lage der Trabekel entsprechend (Fig. 332) stößt auch die Bodenplatte der Orbito-temporalregion anfangs unter rechtem Winkel an die Ventralfläche der Parachordalplatte an; später wird aus diesem rechten Winkel ein ventralwärts offener stumpfer, und der Schädelboden erleidet in einiger

Entfernung weiter vorn eine Knickung in der Art, daß sein vorderer Abschnitt dorsalwärts gehoben wird. Bedingt ist diese Knickung, deren Ort durch die Anlagerung des Proc. palatobasalis des Palatoquadratums näher bestimmt ist, durch die Veränderung in der Anordnung der Gehirnteile: durch die Ausbildung der Brückenbeuge erfahren die vorderen Gehirnteile eine Verlagerung in dorsaler Richtung, und dementsprechend ändert sich auch die Lage der Skelettteile, die den Boden unter dem Gehirn bilden. Die Parachordalplatte schmiegt

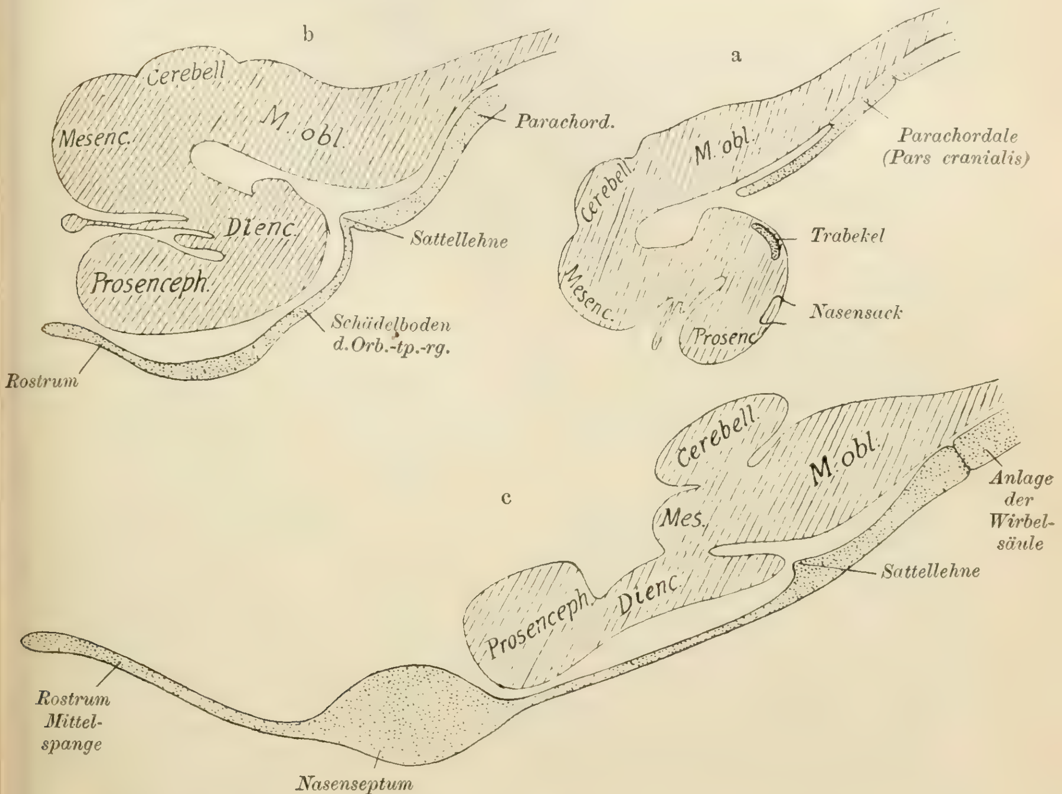


Fig. 335. Gehirn und Schädel von Pristiurus auf 3 verschiedenen Entwickelungsstadien in Medianschnitten. Nach SEWERTZOFF. Die Länge des chordalen Schädelabschnittes ist in allen 3 Figuren als gleich angenommen. Die Vergrößerung ist also in den einzelnen Figuren eine verschiedene. a stellt das jüngste, c das älteste Stadium dar.

sich der Form der Brückenbeuge an und wird dorsalwärts konkav, der prächordale Schädelboden wird unter Abknickung an der erwähnten Stelle dorsalwärts gehoben und kommt so in die gleiche Horizontalebene mit dem Boden des chordalen Schädelbodens zu liegen. Durch diese Vorgänge erklären sich zwei Formeigentümlichkeiten des erwachsenen Acanthiasschädels: die Bildung der Sattellehne und der Basalecke. Die Sattellehne wird hergestellt durch den vorderen Rand der Basalplatte, der über die Anlagerungsstelle des prächordalen Bodens hinaus nach vorn vorspringt. Die Beibehaltung der embryo-

nalen Winkelstellung des hinteren Abschnittes des prächordalen Bodens hat dann die Knickung innerhalb desselben zur Folge, und die durch die Knickung entstandene Kante bildet eben die Basalecke (s. Fig. 336, die punktierte Linie).

Im Hinblick auf die Verhältnisse bei den Amnioten ist hervorzuheben, daß die Sattellehne der Selachier bis zu ihrem vorderen Rand von der Chorda dorsalis durchsetzt wird.

Bei Pristiurus besteht anfangs ebenfalls eine rechtwinklige Stellung der Trabekel zu den Parachordalia, und dementsprechend springt auch hier bei der folgenden Anwachsung der Trabekel an die Parachordalia der vordere Rand der Basalplatte als Sattellehne vor. Aber bei der Ausbildung der Brückenbeuge des Gehirns wird der Boden des prächordalen Schädelabschnittes mehr als Ganzes gehoben, so daß die erwähnte Winkelstellung sich fast ausgleicht und eine Basalecke nicht zur Ausbildung kommt. Der Schädelboden von Pristiurus flacht sich somit mehr ab als der von Acanthias (Fig. 335).

Bei einem 8,5 cm langen Embryo von Callorhynchus antarcticus, dessen Cranium von Schauinsland (1903) modelliert wurde, springt die Sattellehne ebenfalls weit in den Schädel vor und wird bis zum vordersten Rand von der Chorda durchzogen. Daraus kann wohl geschlossen werden, daß auch hier die Anwachsung der Trabekel an die Parachordalia in prinzipiell gleicher Weise erfolgt wie bei Acanthias.

Der Boden des prächordalen Schädelabschnittes bildet sich in der Richtung von hinten nach vorn ventral vom Gehirn weiter, wobei eine prochondrale Verdichtung der Verknorpelung vorhergeht. In der Gegend zwischen beiden Nasengruben kommt nur eine schmale mediane Bodenleiste zur Ausbildung, die von Sewertzoff mehrere Namen erhalten hat: Rostrumstiel, Rostrumkiel, Internasalplatte. Ich möchte den letzteren Namen bevorzugen. Sie verbreitert sich in der Gegend rostral von den Nasengruben zu einer breiten Platte, der Rostralplatte (Fig. 334). Auch diese liegt anfangs unter dem vordersten Teil des Gehirnes und gelangt erst im Laufe der weiteren Entwickelung durch starkes Längenwachstum des Schädelbodens über das Gebiet des Gehirnes hinaus nach vorn. Ihr weiteres Verhalten kommt später zur Sprache.

Seitlich von dem Boden der Orbito-temporalregion entsteht nun noch, anfangs, wie es scheint, selbständig, dann aber mit dem Boden verschmelzend und somit als lateraler Fortsatz am vorderen Teil desselben erscheinend, eine Knorpelspange, die sich nach vorn-außen unter den vorderen Teil des Auges und zugleich über den Nasensack vorschiebt. Sewertzoff bezeichnet sie mit dem wenig glücklichen Namen Ethmoidknorpel, den ich trotz seiner Unzweckmäßigkeit einstweilen beibehalte. Der Knorpel zeigt entschiedene Aehnlichkeit mit dem Antorbitalfortsatz der Urodelen und dürfte wenigstens teilweise demselben entsprechen.

Der Sphenolateralknorpel, der als selbständige Anlage der Schädelseitenwand in der Orbito-temporalregion auftrat, verbindet sich, wie erwähnt, zunächst mit dem rostralen Ende des Parachordale medial vom Austritt des Trigeminus und des Facialis, und etwas später auch mit der Ohrkapsel über den beiden genannten Nerven (Fig. 334). Das Foramen, in das die beiden Nerven auf diese Weise eingeschlossen werden, wird später durch eine Brücke in zwei zerlegt. Das vordere, für den Trigeminus bestimmte, ist das For. prooticum, wie es für den Wirbeltierschädel typisch ist. So erlangt der Sphenolateralknorpel hintere Befestigungen am Parachordale und an der Ohrkapsel. Sein ventraler, dorsaler und vorderer Rand sind zunächst frei. In der Folge bildet sich zwischen dem Auge und

dem Gehirn eine Verbindung des vorderen Teiles des Sphenolateralknorpels mit dem Ethmoidfortsatz aus, und dadurch kommt eine vordere Begrenzung der Schädelseitenwand in der Orbito-temporalregion zu stande. Diese Seitenwand ist aber zunächst noch von einer

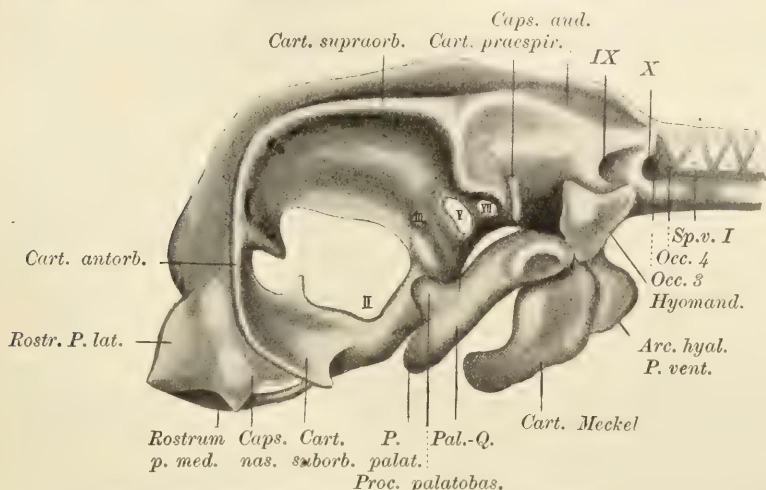


Fig. 336. Graphische Rekonstruktion (nach Sagittalschnitten) des Kopfskelettes (ohne die Kiemenbogen) eines 50 mm langen Embryo von Acanthias vulgaris. Nach SEWERTZOFF. Die punktierte Linie auf dem Palatoquadratknorpel deutet den Verlauf der Schädelbasis mit der Basalecke an. Das For. opticum ist noch sehr weit.

sehr großen Oeffnung (zwischen dem Boden, dem Sphenolateralknorpel, dem Ethmoidfortsatz und dem Verbindungsknorpel der beiden letzteren) durchbrochen, durch die der N. opticus heraustritt, und die erst später auf ein kleines Foramen opticum reduziert wird (Fig. 336). Der N. oculomotorius, der kaudal und dorsal vom N. opticus austritt, wird in ein Foramen eingeschlossen, das durch Herabwachsen des Sphenolateralknorpels und Emporwachsen des Randes des Schädelbodens (also der Trabecula) entsteht. Der Ethmoidfortsatz springt über die Verbindungsstelle mit dem Sphenolateralknorpel hinweg nach vorn und außen vor, und läßt auch den seitlichen Vorsprung entstehen, in den beim erwachsenen Acanthiasschädel die Antorbitalwand ausläuft. (Es ist das der Fortsatz, der bei Notidaniden besonders gut entwickelt, bei Rochen als Schädelflossenknorpel abgegliedert ist, s. GEGENBAUR.) Im Anschluß an den oberen Rand des Sphenolateralknorpels bildet sich bei Acanthias eine supraorbitale Leiste aus; vorn geht sie in eine antorbitale Wand über, die abwärts auf den Ethmoidfortsatz ausläuft.

Bei Pristiurus fehlt eine supraorbitale Leiste, dagegen bildet sich, wie bei manchen anderen Haien (Scyllium, Mustelus u. a.) eine breite suborbitale Leiste, d. h. ein dem unteren Rande der Schädelseitenwand ansitzender Boden der Orbita, der von der Basis der Ohrkapsel zur Ethmoidalregion zieht. Die Verknorpelung dieser Leiste beginnt bei Pristiurus, nach SEWERTZOFF, an zwei Stellen: vorn in der Ethmoidalregion und hinten in der Labyrinthregion und schreitet in kaudaler und rostraler Richtung vor. Der vordere Abschnitt dieser Suborbitalleiste entspricht nach SEWERTZOFF dem Ethmoidfortsatz von Acanthias.

Nicht alle Selachier besitzen ein derartig plattbasisches Cranium, wie etwa Acanthias; bei anderen ist ausgesprochen der tropibasische Typus erkennbar. Eine specielle Untersuchung hierüber unter Berücksichtigung der Frage, welcher von

beiden Typen der ursprünglichere ist, wäre sehr wesentlich. — Bei den Holocephalen bleibt in der Schädelseitenwand der Orbito-temporalregion eine nur häutig geschlossene Lücke, ähnlich der, die sich beim Acanthiasembryo findet (Fig. 336).

Sehr spät bildet sich das Dach der Schädelhöhle, so daß diese lange Zeit dorsalwärts offen ist. Sewertzoff giebt an, daß das Dach zwischen den Ohrkapseln (Tectum synoticum) in Zusammenhang mit den letzteren, die Decke im Gebiet der Orbito-temporalregion im Zusammenhang mit dem Sphenolateralknorpeln entstehe, und daß ferner bei Pristiurus das Tectum synoticum zuerst von allen Deckenteilen entsteht, was mit Rücksicht auf die Schädel anderer Wirbeltiere von Interesse ist. Ein dem Occipitalteil zugehörender Deckenabschnitt scheint nicht zur Ausbildung zu kommen. An der vorderen Grenze der Sphenoidalregion bleibt eine Dachfontanelle, die bekannte Präfrontallücke, erhalten. Bei Callorhynchus wird auch diese geschlossen.

Es bleiben nun endlich noch die Hauptbildungsvorgänge in der Ethmoidalregion zu besprechen.

Von der schon erwähnten Rostralplatte wachsen vorn seitliche Fortsetzungen aus, die sich aufwärts krümmen und mit den vorderen Rändern der Sphenolateralknorpel sowie mit den Verbindungsleisten zwischen diesen und den Ethmoidknorpeln verbinden. Dadurch wird jederseits von der Internasalplatte eine große kranio-nasale Oeffnung begrenzt, durch die der N. olfactorius aus der Schädelhöhle zum Geruchsorgan tritt. Sie wird durch eine später auftretende Knorpelspange noch in zwei Teile zerlegt: eine laterale größere Oeffnung, das eigentliche Foramen olfactorium und eine mediale kleinere Oeffnung, die später, wenn das Gehirn sich aus dem Gebiet der Rostralplatte zurückgezogen hat, als ein die Wurzel des Rostrums vor der Schädelhöhle durchsetzendes Foramen erscheint (s. Gegenbaur). Im Anschluß an die Rostralplatte verknorpelt, verhältnismäßig spät, die Nasenkapsel, anfangs durch eine gebogene Knorpelplatte hergestellt, die den Geruchsack von vorn und außen umgreift (in diesem Zustand befinden sich die Nasenkapseln noch auf dem Stadium, das in Fig. 336 dargestellt ist und im übrigen dem ausgebildeten Schädel schon sehr nahe steht). Die weitere Ausbildung der Nasenkapsel hat Sewertzoff nicht verfolgt; daß sich im Anschluß an die Internasalplatte das Septum nasi bildet, ist wohl anzunehmen.

Bezüglich des Rostrums von Pristiurus, das bekanntlich aus drei Stäben, einem medianen und zwei lateralen, besteht, schließt sich Sewertzoff an die Auffassung von Gegenbaur (1872) an, nach der diese zierliche Gerüstbildung durch eine Vergrößerung der kleinen bei Acanthias vorhandenen Durchbrechungen des Rostrums entstanden zu denken ist. Den Grund dafür sieht Sewertzoff in der stärkeren Ausbildung der Schleimkanäle bei Pristiurus. — Den sog. Nasenflügelknorpel finde ich bei einem 8 cm langen Embryo von Mustelus vulg. in kontinuierlicher Verbindung mit der Nasenkapsel; er ist eine von der letzteren ausgehende Bildung. Mehrere Knorpelstücke liegen in der Umgebung der Nasenöffnung der Holocephalen; Schauinsland fand sie schon bei einem älteren Embryo von Callorhynchus vom Nasenskelett losgelöst. —

Die Ausbildung des Kopfskelettes erfolgt in caudo-rostraler Richtung; der chordale Schädel geht somit in seiner Entwickelung dem prächordalen voraus. Der prächordale Abschnitt zeigt aber während der Ontogenese das bei weitem bedeutendere Wachstum als der chordale Teil. In welcher Weise sich das Wachstum der einzelnen Ab-

schnitte gestaltet, zeigen die vergleichenden Schemata (Fig. 335), in denen die Längenausdehnung der einzelnen Abschnitte des Pristiurusschädels auf dem Medianschnitt von drei Stadien dargestellt ist, und zwar derartig auf ein gleiches Maß gebracht, daß der chordale Schädelteil in seiner Ausdehnung als unverändert angesehen ist. Es zeigt sich, daß der prächordale Schädelteil den chordalen im Laufe der Ontogenese erheblich im Längenwachstum überholt.

B. Visceralskelett.

Lippenknorpel. Ueber die Entwickelung der Lippenknorpel findet sich bei SEWERTZOFF (1899) nur eine kurze Bemerkung: die Lippenknorpel von Acanthias treten viel später auf als die knorpeligen Visceralbogen, zu einer Zeit, wenn die letzteren sich schon vollkommen differenziert haben. Auch bei Callorhynchus entstehen die Lippenknorpel spät (SCHAUINSLAND); auf die besondere Ausbildung, die sie bei den Holocephalen erfahren, sei hier hingewiesen (s. HUBRECHT, K. FÜRBRINGER).

Visceralbogen. Die Visceralbogen legen sich nach SEWERTZOFF bei Acanthias in rostro-kaudaler Richtung an; die prochondralen Anlagen der vordersten erscheinen zu einer Zeit, wo die Verknorpelung der Parachordalia schon begonnen hat: die Entwickelung des neuralen Schädelteiles geht also der des visceralen etwas voraus.

Bezüglich der Herkunft des Mesenchyms, aus dem sich die knorpeligen Visceralbogen differenzieren, hat DOHRN neuerdings (1902) angegeben, daß dasselbe ektodermaler Natur sei und hauptsächlich aus der Ganglienleiste des Kopfes stamme. Daß auch andere Teile des Ektoderms sich an der Lieferung jenes Materials beteiligen, hält DOHRN nicht für ausgeschlossen.

Die prochondrale Anlage des Mandibularbogens ist, der Form des Mundrandes sich anpassend, C-förmig gekrümmt, das dorsale Ende einer jeden Hälfte liegt der Trabecula nahe. Die ventralen Enden beider Hälften des Bogens stoßen frühzeitig zusammen. Noch nachdem die Ueberführung des Gewebes in jungen Knorpel erfolgt ist, stellt der Mandibularbogen jeder Seite ein einheitliches Gebilde dar, dessen dorsale Hälfte (das spätere Palatoquadratum) durch zwei Fortsätze ausgezeichnet ist: einen dorsalen (Proc. palatobasalis), der durch dichtes Gewebe mit der Trabecula seiner Seite innig verbunden ist, und einen vorderen (Pars palatina), der der Trabecula parallel ventralwärts zieht und sich in der Richtung von hinten nach vorn entwickelt (Fig. 332). Später gliedert sich der dorsale Abschnitt des Mandibularbogens von dem ventralen (dem primordialen Unterkiefer) ab, die Partes palatinae beider Palatoquadrata kommen vorn in der Mittellinie zur Vereinigung, und an der Stelle der Verbindung des Proc. palatobasalis mit der Trabecula bildet sich ein Gelenk aus. Die wichtigste Verbindung des Palatoquadratum mit dem neuralen Cranium erfolgt aber bei den meisten Selachiern durch das Hyomandibulare (hyostyler Typus, Fig. 336).

SEWERTZOFF ist der Ansicht, daß das dorsale Ende des Mandibularbogens, das sich frühzeitig mit der Trabecula verbindet, den oberen Enden der übrigen Visceralbogen entspricht, und schließt weiterhin aus dem geschilderten Verhalten, daß das Palatobasalgelenk, das aus jener frühen Verbindung hervorgeht, die primitive Anheftungsstelle des Mandibularbogens an das neurale Cranium sei, und daß die Verbindung mit der Ohrkapsel, die die Notidaniden zeigen, eine sekundäre Erscheinung darstelle. Nach GEGENBAUR (1872) ist gerade diese bei den Notidaniden vorhandene Verbindung die primitive (auch von DOHRN 1885 bestritten). Eine merkwürdige Thatsache, die vielleicht durch die Entwickelungsgeschichte verständlicher werden

könnte, ist die verschiedene Lage der Anheftungsstelle des Proc. palatobasalis am neuralen Cranium. Gegenbaur nimmt das Verhalten, wo die fragliche Gelenkfacette weit hinten in der Orbito-temporalregion liegt (Notidaniden) als Ausgangsform und läßt die Anlagerungsstelle von diesem Zustande aus nach vorn in die Ethmoidalregion (z. B. Mustelus) wandern. Für die Beurteilung der Zustände bei Ganoiden, Teleostiern und Amphibien ergeben sich daraus Schwierigkeiten, die bisher nicht zu beseitigen sind.

Im Gegensatz zu dem Befund Sewertzoff's bei Acanthias steht der von Dohrn (1885) bei Pristiurus, Scyllium, Centrina, wonach das Palatoquadratum und der primordiale Unterkiefer von vornherein mit selbständigem Knorpelkern entstehen. — Beim Callorhynchusembryo von 8,5 cm Länge fand Schauinsland das Palatoquadratum bereits fest mit dem neuralen Schädel verwachsen; diese für die Holocephalen so charakteristische Verwachsung (autostyler Typus des Schädels!) erfolgt also sehr frühzeitig. Das Kiefergelenk ist sehr weit nach vorn verschoben. — Die Genese der von White bei Laemargus und Hexanchus, von K. Fürbringer auch noch bei Chlamydoselachus und von Schauinsland bei Callorhynchus gefundenen Copula zwischen beiden Unterkiefern ist bisher nicht beschrieben worden.

Spritzlochknorpel. Der Spritzlochknorpel der Haie (Fig. 336) und Rochen entsteht als Verdichtung des Mesenchyms in der vorderen Wand des Spritzloches (Dohrn). Bei Spinax, wo sich im erwachsenen Zustand mehrere Knorpel finden, werden dieselben auch diskret angelegt (K. Fürbringer). Gegenbaur's Anschauung, daß die Spritzlochknorpel als zum Kieferbogen (Palatoquadratum) gehörige Kiemenstrahlen aufzufassen seien, wird von Dohrn bestritten durch den Hinweis auf die Lage vor dem Blutgefäßapparat der Spritzlochkieme; K. Fürbringer's Befunde sprechen dagegen wieder zu Gunsten von Gegenbaur's Ansicht.

Hyalbogen. Die prochondrale Anlage des Hyalbogens wird bei Acanthias in Form einer einheitlichen Spange auf jeder Seite gleichzeitig mit der des Mandibularbogens erkennbar. Auch nach der Ueberführung in Knorpel ist die Spange jeder Seite noch einheitlich; als selbständige prochondrale Anlage tritt jedoch das Basihyale auf. Schon gleich nach der Verknorpelung heftet sich das obere Ende des Hyalbogens an die ventrale Fläche der Ohrkapsel an. Die weiteren Schicksale des Bogens hat Sewertzoff nicht verfolgt: aus der bisherigen Schilderung geht aber hervor, daß der Zerfall in ein dorsales Stück (Hyomandibulare) und ein ventrales Stück (eigentliches Hyale) ein erst nach der Verknorpelung erfolgender Vorgang ist. An der dorsalen wie an der ventralen Hälfte des Hyalbogens entstehen Kiemenstrahlen, das Vorhandensein eines dorsalen Strahles am Hyomandibulare, der sich als homodynam mit den sog. äußeren Kiemenbogen erweist, zeigt nach Dohrn, daß das Hyomandibulare einem Epi- und Pharyngohyale entspricht (s. u.).

Bei den Rochen (Torpedo) entsteht nach Dohrn (1885) in einem Stadium, in welchem die knorpeligen Gebilde erst unbestimmt angelegt sind, in der Substanzmasse des „Hyoidbogens“ eine doppelte Konzentration der Mesodermzellen: eine in nächster Nähe des Hinterrandes, eine zweite vorn, neben dem Hinterrande des Spritzloches. Dementsprechend sind auch zwei Anlagen von Muskulatur vorhanden. Die vordere Anlage ist die des sog. Hyomandibulare, die also selbständig ist, die hintere entspricht in ihrem Verhalten den übrigen vollständigen Kiemenbogen und wird, wie diese, durch die Venenquerkommissur des Zungenbeinbogens in eine obere und eine untere Hälfte zerlegt. An der oberen wie an der unteren Hälfte bilden sich je 4 Knorpelstrahlen, und obere wie untere Hälfte gliedern sich noch in je 2 Stücke, so daß der ganze Bogen die gleiche Gliederung auf-

weist wie die echten Kiemenbogen: in 4 Stücke, von denen die beiden mittelsten mit Knorpelradien besetzt sind.

Dohrn schließt, daß das Verhalten bei den Rochen das primäre sei, und daß das Hyomandibulare einem selbständigen Kiemenbogen entspreche, während bei den Haien das Hyomandibulare als mit der dorsalen Hälfte (Epi- und Pharyngohyale) des hinteren Hyalbogens (im Sinne der Rochen) verschmolzen anzusehen sei. Gegenbaur betrachtet umgekehrt das Verhalten bei den Rochen als einen abgeänderten Endzustand: ursprünglich habe das Hyomandibulare, wie bei den Haien, das obere Stück des Hyalbogens gebildet, dann sei es infolge der Beziehungen zu dem Kieferbogen selbständiger geworden, und hinter ihm habe sich die ventrale Hälfte des Hyalbogens in die Höhe geschoben und zugleich die für die ganzen Kiemenbogen typische Gliederung in 4 Stücke sekundär angenommen. Eine dritte Deutung liegt von van Wijhe (1902) vor: der hinter dem Hyomandibulare aufsteigende Bogen der Rochen sei ein Hyobranchiale, d. h. ein selbständiger Bogen, der bei den Haien gänzlich zu Grunde gegangen sei. Umgekehrt wäre bei den Rochen das ventrale Stück des eigentlichen Hyalbogens verloren. Hyal- und Hyobranchialbogen waren einmal 2 selbständige Bogen, durch eine Kiemenspalte getrennt. Diese sei zu Grunde gegangen.

Beim Callorhynchusembryo findet Schauinsland den Hyalbogen jederseits in 3 Stücke (Kerato-, Epi-, Pharyngohyale) zerlegt, was einen primitiven Zustand andeutet. Am Kerato- und Epihyale sitzen Radiengruppen, die die großen, als Kiemendeckel funktionierenden Hautfalten stützen.

Die Arcus branchiales sind in ihrer Entwickelung vor allem von Dohrn (bei verschiedenen Selachiern: Pristiurus, Scyllium, Torpedo) verfolgt worden. Danach tritt an einem der mittleren Visceralbogen die zur Bildung des knorpeligen Kiemenbogens führende Mesenchymverdichtung zu einer Zeit ein, wo innerhalb der Masse des Gesamtbogens sich die vordere und hintere Vene und zwei Querkommissuren zwischen denselben gebildet haben, und der aus der Visceralbogenhöhle hervorgegangene Muskelschlauch in der Mitte seiner Länge in eine mediale und eine laterale Abteilung sich zerschnürt hat. Die Verdichtung beginnt hinter dem medialen Teil des Muskelschlauches, zwischen den beiden Venenkommissuren, und schreitet dorsal- wie ventralwärts vor. Später, wenn die Trennung des Muskelschlauches in eine mediale (Abductor-) und eine laterale (Constrictor-)Portion vor sich gegangen ist, greift die Knorpelbildung außen um die mediale Portion auf deren Vorderseite herum. Nach Dohrn's Darstellung ist nicht nur der prochondrale, sondern auch der knorpelige Bogen jeder Seite anfangs einheitlich und wird erst unter dem Einflusse der sich differenzierenden Muskulatur in die typischen 4 Stücke zerlegt. Zuerst erfolgt die Gliederung in eine dorsale und ventrale Hälfte (an der Stelle, wo die untere Venenkommissur liegt), dann gliedert sich die obere Hälfte noch in das obere Mittelstück (Epibranchiale) und das Basale (Pharyngobranchiale), die untere Hälfte in das untere Mittelstück (Keratobranchiale) und das Copulare (Hypobranchiale). Die Entwickelung der Copulae (Basibranchialia) scheint mit größerer Selbständigkeit und Unabhängigkeit von den Bogen in der ventralen Mittellinie vor sich zu gehen, ist aber von Dohrn nicht genau verfolgt worden.

Wesentlich später als die Knorpelbogen selber entstehen die Kiemenstrahlen (Radii). Sie treten als selbständige Verdichtungen der Mesenchymzellen, getrennt von dem Kiemenbogen, auf; zuerst auf derselben Höhe, wo auch die Bildung des Knorpelbogens begann, und dann von hier aus dorsal- wie ventralwärts fortschreitend. Erst wenn sie beträchtlich an Größe zugenommen haben, nähern sie

sich mit ihrer Basis den Mittelstücken des Knorpelbogens und setzen sich an diese an. Hiervon machen nur der am meisten ventrale und der am meisten dorsale eine Ausnahme. Sie erreichen die Mittelstücke nicht, sondern verbinden sich: der obere mit dem Basale (Pharyngobranchiale), der untere mit dem Copulare (Hypobranchiale), und zwar bindegewebig. In der Folge krümmt sich der obere ventralwärts, der untere dorsalwärts, beide wachsen aufeinander zu und werden so zu den sog. äußeren Kiemenbogen. Danach wären also die äußeren Kiemenbogen terminale (dorsale und ventrale) Kiemenstrahlen, die zudem sehr spät entstehen (s. S. 636).

Die Genese der von J. E. Stumpff entdeckten und von M. Fürbringer (1903) als Extraseptalknorpel bezeichneten Knorpel, die bei Rochen oberflächlich im Bereiche der die Kiemenspalten deckenden Lamellen liegen, ist bisher nicht untersucht worden. Das Gleiche gilt von gewissen mehr accessorischen Elementen, die an verschiedenen Stellen (zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen, zwischen diesem und 1. Kiemenbogen und an anderen Stellen) bei einzelnen Formen gefunden werden. Hierüber wie überhaupt über das Visceralskelett der Selachier siehe außer Gegenbaur's Arbeiten vor allem K. Fürbringer (1903).

Ganoiden.

Unsere Kenntnis von der Entwickelung des Ganoidenschädels ist noch sehr gering. Die Schädel von Acipenser (ruthenus und sturio) sowie von Lepidosteus osseus sind durch W. K. Parker auf mehreren Stadien beschrieben worden; dazu kommen einige neuere, die Entwickelung der Occipitalregion bei Acipenser, Amia und Lepidosteus betreffende Angaben von Sewertzoff, Allis und Schreiner. Die Anatomie des ausgebildeten Schädels der Ganoiden ist in den Hauptpunkten gut bekannt und muß, bei der Lückenhaftigkeit des embryologischen Materiales, hier mitberücksichtigt werden.

I. Primordialcranium.

A. Neurales Primordialcranium.

Acipenser. Von der Anlage des chordalen Schädelteiles (außer den Ohrkapseln) bei Acipenser ruthenus handelt Sewertzoff (1895), dessen Befunde ich hier, unter Aenderung der Bezeichnungen, wiedergebe. Jederseits von dem vorderen Ende der Chorda dorsalis legt sich die Pars otica des Parachordale an, durchaus unsegmentiert, nach rückwärts bis in den Bereich des vordersten Myotoms reichend (Myotome sind bis zum Vagus nachweisbar). Dahinter legt sich die Occipitalregion an, die sich aus mehreren (3) Abschnitten aufbaut. Der vorderste Teil („Occipitalteil“ Sewertzoff) entsteht selbständig, besitzt die Form eines Wirbelbogens und zeigt Andeutung einer Segmentierung darin, daß er sich im Bereich dreier Myotome (des 2. bis 4. inkl.) bildet, und daß die Myocommata zwischen dem 2. und 3., dem 3. und 4. und dem 4. und 5. Myotom sich mit seinem Perichondrium verbinden, ebenso wie später die Myocommata der Rumpfmyotome mit dem Perichondrium der entsprechenden Bogen. Der zweite Teil wird gebildet von 3 selbständig und gesondert entstehenden oberen Wirbelbogen, die sich mit den Myocommata zwischen dem 5. und 6., dem 6. und 7., dem 7. und 8. Myotom verbinden. Durch Verschmelzung der genannten Abschnitte untereinander und mit der Pars otica des Parachordale (wobei die zugehörigen Myotome verkümmern) kommt der axiale Teil des chordalen Schädelabschnittes

in seiner primären Ausdehnung zu stande. Ihm fügt sich aber sekundär als dritter Teil der Occipitalregion noch eine weitere Anzahl diskret entstandener Wirbelbogen an, die sich von den primär angeschlossenen dadurch unterscheiden, daß ihre Form nicht bis zur Unkenntlichkeit verwischt ist. Von den Myotomen sind die beiden vordersten ohne Nerven; dem 3. und 4. kommt je eine ventrale Wurzel zu, die wieder verschwinden; vom 5. Myotom an finden sich richtige Spinalnerven mit dorsaler und ventraler Wurzel. Die dorsalen Wurzeln des 5., 6., 7. Myotoms gehen wieder zu Grunde, die ventralen Wurzeln derselben bleiben erhalten (Fig. 325, p. 598, Schema 2).

Nach SEWERTZOFF (1899) entspricht nur der vordere Teil der Occipitalregion (sein „Occipitalteil") der Occipitalregion der Selachier, und schon die 3 Bogen, die den mittleren Abschnitt bilden, wären neu hinzugekommen. Dagegen vergleicht FÜRBRINGER (1897) die Occipitalregion von Acipenser, wie sie durch den vordersten und den mittleren Abschnitt gebildet wird, mit der Occipitalregion der Selachier und bezeichnet dementsprechend die drei erhalten bleibenden ventralen Wurzeln (des 5., 6., 7. Myotoms) als x, y, z, also als occipitale Nerven. BRAUS (1900) hält sie dagegen für y, z, a. Die Zahl der sekundär angeschlossenen und kontinuierlich mit dem Cranium verschmelzenden Wirbel beträgt nach FÜRBRINGER 5—6, dazu kommen aber noch 2—3, die nur unvollständig mit den vorhergehenden verwachsen. Die zu allen sekundär assimilierten Wirbeln gehörigen Nerven haben spinalen Typus, d. h. dorsale und ventrale Wurzeln; sie sind als occipito-spinale zu bezeichnen. Durch die sekundär assimilierten Wirbel erfährt das Acipensercranium einen Zuwachs gegenüber dem Selachiercranium, es ist auximetamer. Bei den Stören hat sich also das Cranium sehr weit nach hinten auf Kosten der Wirbelsäule ausgedehnt, aber der gesamte neu entstandene kraniospinale Skelettkomplex hat noch keine scharfe Grenze gegen die übrige Wirbelsäule erlangt.

Die übrige Schädelentwickelung bei Acipenser hat PARKER (1882) studiert; eine klare Vorstellung davon ist allerdings aus seiner Stadien- und Schnittbeschreibung nicht zu gewinnen.

Ich greife nur einige Punkte heraus. Die Ohrkapsel scheint im Anschluß an den Parachordalknorpel zu entstehen; ihre mediale Wand kommt am spätesten zur Entwickelung und scheint auch beim erwachsenen Tier nicht sehr vollständig zu werden. Die Trabekel entstehen gleichzeitig mit den Parachordalia (jedenfalls nicht früher); sie sind von vornherein sehr breit und nur durch einen schmalen Zwischenraum voneinander getrennt, unter der Hypophysis sogar frühzeitig untereinander verbunden zu einer Platte, die nur von einer kleinen Oeffnung durchbohrt wird. Später tritt vollkommene Verschmelzung der Trabekel ein. Die Verknorpelung der Seitenwand in der Orbito-temporalregion scheint nicht von vornherein kontinuierlich zu erfolgen; PARKER erwähnt ein besonderes Knorpelband als „Orbitosphenoid" und „Alisphenoid" (nach SEWERTZOFF's Bericht hat auch SALENSKY dieses Knorpelband als etwas Selbständiges beschrieben) und ein „Superorbitalband", das sich über dem Gehirn einwärts biegt, zur Bildung des Schädeldaches. Auf der Grenze der Orbita gegen das Geruchsorgan springt schon auf jungem Stadium ein Antorbitalfortsatz nach außen vor; die Trabekel enden anfangs mit freien vorderen Enden. Später bildet sich gerade in der Ethmoidalregion eine sehr dicke Knorpelmasse, die jederseits das Geruchsorgan eingelagert enthält und nach vorn als Rostrum vorspringt. Eine dicke Knorpelmasse (Septum nasi) trennt beide Geruchsgruben; jede der letzteren steht durch ein Foramen olfactorium, aus dem mit dem Größerwerden des Schädels ein Canalis olfactorius wird, mit dem Cavum cranii in Verbindung. Die Schädelbasis erscheint im vorderen Teil der Orbito-temporalregion etwas von beiden Seiten zusammengedrückt, so daß ein leichter Grad von „Kielbasis" zu stande kommt.

Lepidosteus. Bei Lepidosteus ist das neurale Chondrocranium unvollständiger als bei Acipenser und bietet manche Besonderheiten. Angaben über die erste Anlage der Parachordalia, Ohrkapseln und occipitalen Schädelteile macht SCHREINER. Die Gewebsverdichtungen der Parachordalia erscheinen bei 9 mm langen Larven; bei etwas älteren hängen sie, auf dem Vorknorpelstadium, bereits mit dem periotischen Vorknorpelgewebe zusammen. Die Parachordalia gehen kaudalwärts

ohne Grenze in die beiden (dorsalen und ventralen) Längsleistenpaare über, die der Chorda anliegen und aus denen später die dorsalen und die ventralen Wirbelbogen hervorgehen. Von den Myotomen, die bis an die Ohrblase zu verfolgen sind, gehen die drei ersten zu Grunde, das 4. bleibt mit einer ventralen Nervenwurzel (die zugehörige dorsale ist nur transitorisch vorhanden) erhalten, zum 5. gehören wie zu den folgenden stets eine dorsale und eine ventrale Nervenwurzel. Die weitere Entwickelung der Occipitalregion läßt 2 Abschnitte unterscheiden, einen vorderen, an dem eine Segmentierung nur durch die Beziehungen zu den Muskelsepten ausgedrückt ist, und einen hinteren, der deutlicher die Gliederungsverhältnisse der Wirbelsäule zum Ausdruck bringt. Der vordere reicht bis zur Austrittsstelle des zum 5. Myotom gehörigen Nerven; mit ihm verbinden sich das Myoseptum zwischen dem 3. und 4. und das zwischen dem 4. und 5. Myotom. Hinter dem Nerven des 5. Myotoms folgt ein Skelettabschnitt, der wenigstens in der ersten Anlage mit einem dorsalen Bogen übereinstimmt und dem Myoseptum zwischen dem 5. und 6. Myotom entspricht, und auf diesen folgen endlich noch 2 richtige dorsale Bogen (mit den Myosepten zwischen dem 6. und 7. und zwischen dem 7. und 8. Myotom zusammenhängend). Hinter dem zweiten dieser Bogen bildet sich die kraniovertebrale Grenze aus. Man kann also sagen, daß jedenfalls 3 deutliche spinale Skelettsegmente in den Schädelaufbau übergehen, daß aber auch der davor gelegene Abschnitt der Occipitalregion die Andeutung einer ursprünglichen spinalen Gliederung zeigt. Der aus der Verschmelzung der 2 hinteren Bogen hervorgehende Skelettabschnitt bildet den hinteren Teil des Pleuroccipitale beim erwachsenen Tier, den Gegenbaur (1887) von dem davor gelegenen Teil des Pleurocc. durch Naht getrennt fand.

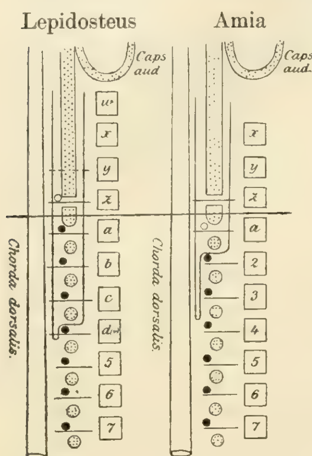


Fig. 337. Zwei Schemata, die Ausdehnung und Segmentierung der Occipitalregion bei Lepidosteus und Amia illustrierend. Unter Zugrundelegung der Befunde von Schreiner und der Auffassung von M. Fürbringer.

In das Skelett der Occipitalregion werden 4 Nerven von spinalem Typus vollständig, und ein 5. unvollständig eingeschlossen. Der vorderste (Nerv des vierten metotischen Myotoms) ist nur durch die ventrale Wurzel repräsentiert, die anderen besitzen dorsale und ventrale Wurzeln. Von dem 5. wird nur die ventrale Wurzel in das Cranium eingeschlossen, während die dorsale durch die Membran hindurchtritt, die das Cranium mit dem 1. Wirbel verbindet. Nach Fürbringer's Auffassung und Nomenklatur ist der vorderste Nerv ein occipitaler (*z*), die folgenden sind occipito-spinale (*a*, *b*, *c*, *d*), die Occipitalregion ist auximetamer mit drei sekundär assimilierten Wirbeln.

Weitere Angaben macht Parker. Das jüngste von ihm dargestellte Stadium (eben ausgeschlüpfte Tiere von 5—5,5 Linien Länge) zeigt das Parachordale jeder Seite bereits kontinuierlich mit der Ohrkapsel verschmolzen, an deren Basis sich ein nur häutig geschlossenes Foramen (Foramen ovale, Parker) findet. Ob es auch wie das der Telostier (s. diese) bei der Verbindung der Ohrkapselanlage mit dem Parachordale ausgespart bleibt, ist bisher nicht bekannt. In einiger Entfernung hinter der Chordaspitze gehen die Parachordalia,

indem sie sich lateralwärts von der Chorda entfernen, in die Trabekel über, die anfangs divergierend nach vorn ziehen, dann konvergieren und in eine Platte sich fortsetzen, die, wenn auch von sehr geringer sagittaler Ausdehnung, doch für die vordere Hälfte der Orbito-temporalregion wie für die ganze Ethmoidalregion die erste Skelettanlage darstellt, soweit sich wenigstens aus PARKER's Darstellung erkennen läßt. In die von den Trabekeln umschlossene spindelförmige Fenestra basicranialis reicht die Chorda mit ihrem vorderen Ende weit hinein (wie bei den Teleostei); jede Trabecula wird von einem Foramen caroticum durchsetzt. Die Seiten und das Dach des Craniums sind noch häutig, auch die mediale Ohrkapselwand ist membranös. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung bildet sich zwischen den beiderseitigen Ohrkapseln ein knorpeliges Dach über der Schädelhöhle; indem sich dieses über die Ohrkapsel jeder Seite hinaus kaudalwärts ausdehnt und sich hinter dem Vagus mit der dorsalen Parachordalleiste verbindet, kommt das Foramen jugulare zu stande (SCHREINER). Das Foramen an der Ohrkapselbasis wird knorpelig geschlossen. Vor der Ohrkapsel entsteht in beschränkter Ausdehnung eine knorplige Schädelseitenwand, ebenso vorn, im vordersten Gebiete der Orbito-temporalregion, wo die erwähnte Platte sich zu einem niedrigen Septum interorbitale umgestaltet. Beide Schädelseitenwandpartieen werden durch eine am oberen lateralen Rande der Schädelhöhle hinziehende Spange, die hinten in die dorsale Kante der Ohrkapsel übergeht (Taenia marginalis; Supraorbitalband PARKER's), untereinander verbunden; der größte Teil der Schädelseitenwand in der Orbito-temporalregion bleibt jedoch häutig. Am Boden der Region kommt es, spät, zur Ausbildung einer queren Knorpelbrücke vor der Chordaspitze zwischen den hinteren Enden beider Trabekel; dadurch wird die große Fenestra basicranialis in eine kleinere Fen. bcr. posterior und eine größere Fen. bcr. anterior (Fen. hypophyseos) zerlegt. Ferner entwickelt sich vom hinteren Ende der Trabecula aus ein lateralwärts vorspringender Proc. basipterygoideus zur Artikulation mit dem Palatoquadratum. Das Dach der Orbito-temporalregion bleibt zum größten Teil häutig; nur vorn über den Lobi olfactorii verknorpelt es; diese Deckenpartie verbindet die schon erwähnten Seitenwände untereinander. Der vordere Teil der Schädelhöhle über dem Septum interorbitale verjüngt sich sehr bedeutend und öffnet sich dann jederseits in die Orbita (For. olfactorium evehens). Das Septum interorbitale setzt sich als solches noch eine Strecke weit fort und geht dann in das Septum internasale über. — Das Skelett der Ethmoidalregion erfährt die bemerkenswerteste Ausbildung, deren Darstellung durch PARKER allerdings viel zu wünschen übrig läßt. Aus den Abbildungen, die noch am verständlichsten sind, geht hervor, daß ein mittlerer und zwei seitliche Abschnitte des Ethmoidalskelettes zu unterscheiden sind: der mittlere bildet als Fortsetzung des Septum interorbitale ein Septum nasi, das nach vorn etwas weiter reicht als die beiden lateralen Teile; die beiden seitlichen stellen schmale und lange Platten dar, die mit ihrem medialen Rande in den basalen Teil des Septums übergehen und jederseits eine am Septum hinziehende dorsal offene Rinne für die Nn. olfactorii formieren. Die Bildung dieser drei Skelettabschnitte erfolgt nach PARKER von hinten nach vorn im Anschluß an die anfangs vorhandene basale Platte; charakteristisch für die ganze Ethmoidalgegend ist ihr sehr starkes Auswachsen in die Länge. In den erwähnten Rinnen ver-

laufen die Nn. olfactorii nach vorn zu den lateral von dem vordersten Septumabschnitt gelegenen Nasensäcken, die, wie es scheint, keine Knorpelkapsel erhalten.

Nach Parker's Schnittbildern sowie nach der von Sagemehl (1884) gegebenen Darstellung treten die Nn. olfactorii aus dem vordersten kanalartig verengten Teil der Schädelhöhle heraus, laufen eine Strecke weit frei durch die Orbita neben dem Septum interorbitale und treten dann in die erwähnten Rinnen ein. Der Verlauf ist somit sehr ähnlich dem bei den Teleostiern. Die Nasenrinnen scheinen aus einer durch starkes Auswachsen der ganzen Ethmoidalgegend erklärbaren Verlängerung von Geruchsgruben, wie sie etwa Acipenser und die Teleostier zeigen, hervorgegangen. Auffallend ist, daß, wenigstens nach Parker zu schließen, die Geruchssäcke selbst ohne knorpelige Umhüllung sind. Neue Darstellungen wären sehr erwünscht.

Amia. Gegenüber Lepidosteus bietet Amia das interessante Verhalten, daß von den 3 deutlichen vertebralen Skelettsegmenten, die sich dem Schädel anschließen, nur das erste (vorderste) vollständig in diesen aufgeht, während von den beiden anderen zwar die Körper mit den Parachordalia verschmelzen, die Bogen aber frei bleiben und die schon lange bekannten freien Occipitalbogen bilden (Schreiner; Fig. 337, p. 652.) Die speciellen Vorgänge weichen etwas von denen bei Lepidosteus ab. Den beiden hinteren in das Cranium eingehenden Wirbeln kommen auch ventrale Bogenanlagen zu und werden noch beim erwachsenen Tier in Form kleiner Knorpelchen an der Ventralfläche des Basioccipitale gefunden. Die kaudale Ausdehnung des Amiacraniums ist an der Basis die gleiche wie die des Lepidosteuscraniums, in den Seitenteilen aber eine geringere: nur 2 Nerven (*z* und *a* nach der Fürbringer'schen Nomenklatur) treten durch das Cranium, der dritte verläuft zwischen Cranium und erstem freien Occipitalbogen. Von den 2 in das Cranium eingeschlossenen Nerven wird der vorderste, zu dem 3. metotischen Myotom gehörige, nur durch eine ventrale Wurzel repräsentiert, der zweite besitzt anfangs eine dorsale und eine ventrale Wurzel, doch geht die erstere embryonal wieder zu Grunde. Mit den Befunden bei Lepidosteus sind die bei Amia wohl so in Einklang zu bringen, daß das 1. bisher nachgewiesene Myotom von Amia dem 2. Myotom von Lepidosteus entspricht (Fig. 337). Die Occipitalspange, mit der das Cranium von Amia in den Seitenteilen abschließt, bildet sich auf der Grenze zwischen dem 4. und 5. metotischen Myotom und kann als einem früheren freien Wirbelbogen entsprechend angesehen werden.

Weitere Angaben über die Ontogenese des Amiacraniums fehlen; über den definitiven Zustand desselben siehe Bridge, Sagemehl, E. Ph. Allis. Letzterer macht auch einige Angaben über die Entwickelung der Occipitalregion.

Von den beiden durch das Cranium hindurchtretenden spino-occipitalen Nerven kannten v. Wijhe und Sagemehl den zweiten; der vorderste ist von E. Ph. Allis und Fürbringer festgestellt, von Braus und Schreiner bestätigt worden. Braus (1900) bezeichnet ihn anders als Fürbringer. Der Auffassung der Letzteren bin ich in Schema Fig. 337 gefolgt.

B. Primordiales Visceralskelett.

Präkraniale Skelettteile.

Bei den Knorpelganoiden sind Knorpelstücke, die mit dem Palatoquadratum zusammenhängen, als Repräsentanten von Lippenknorpeln aufgefaßt worden (s. Palatoquadratum). Bei Polypterus beschreibt Joh. Müller (1844) einen Mundwinkelknorpel, der die Ober- und Unterlippe stützt. Embryologische Angaben fehlen.

Visceralbogen.

Kieferbogen. Acipenser zeigt nach Parker den hyostylen

Typus schon bei sehr jungen (8,5—9,5 mm langen) Embryonen, bei denen der Knorpel noch sehr weich ist; die Ausbildung dieses Typus war ontogenetisch nicht verfolgbar. Demnach ist die mit dem Gelenkkopf versehene Pars quadrata von vornherein sehr klein und erreicht die Schädelbasis nicht; die Pars palatina zieht von hier aus am Dach der Mundhöhle nach vorn und endet ventral von der Antorbitalgegend. Hier kommen die beiderseitigen zur Vereinigung, und in dem Winkel, den beide bilden, hinter der medianen Naht, entstehen mehrere selbständige Knorpelstückchen, die nur durch Bindegewebe untereinander zusammenhängen. PARKER bezeichnet sie mit dem unzweckmäßigen Namen Metapterygoide; ihre Bedeutung ist unbekannt. Zuerst tritt ein unpaares Stück auf, dann folgen paarige in variabler Menge (in einem Fall beschreibt PARKER im ganzen 15).

Bei jungen Stören fand VAN WIJHE einen kleinen knorpeligen Fortsatz des Palatoquadratums, der, vom Hinterrande des letzteren ausgehend, sich an der Außenfläche des M. adductor mandibulae nach vorn erstreckt. Viel kräftiger entwickelt ist dieser Knorpel bei Spatularia, auch noch bei erwachsenen Tieren. GEGENBAUR (1898) giebt an, daß hier der Knorpel auch an seinem vorderen Ende mit dem Palatoquadratum zusammenhänge, so daß der genannte Muskel zwischen ihm und dem Palatoquadratum hindurchtreten muß. GEGENBAUR vergleicht daraufhin den Knorpel mit dem zweiten oberen Labialknorpel der Selachier.

Der primordiale Unterkiefer besitzt von vornherein eine fast quere Verlaufsrichtung, zwischen seinem proximalen Ende und dem Gelenkhöcker des Palatoquadratums bildet sich das Gelenk aus. Die beiderseitigen erreichen sich anfangs in der Mittellinie nicht, später werden ihre vorderen Enden bindegewebig verbunden.

Bei Lepidosteus zeigt das Palatoquadratum nach PARKER wichtige Abweichungen von Acipenser. Bei jung ausgeschlüpften Tieren besitzt der hintere Teil (P. quadrata) eine von hinten nach vorn gehende Richtung; sein hinteres Ende liegt frei an der Schädelbasis zwischen der Ohrkapsel und dem Schädelbalken. Die Pars palatina ist schon auf diesem Stadium an ihrem vorderen Ende mit der vorderen lateralen Ecke der vorderen Trabekularplatte kontinuierlich knorpelig verschmolzen. Später bildet sich zwischen dem proximalen Ende der Pars quadrata und dem Balken, resp. dem an diesem entstehenden Proc. basipterygoideus eine Gelenkverbindung aus (Art. basi-palatina). Außer dieser direkten Artikulation des Palatoquadratums an der Schädelbasis wird aber eine zweite Verbindung des Palatoquadratums mit dem neuralen Cranium hergestellt durch das Hyomandibulare. Das Kiefergelenk steht infolge der Richtung des Palatoquadratums sehr weit vorn (bei jungen, ca. 2 Zoll langen Lepidostei liegt der Gelenkkopf des Quadratums etwa in gleicher Querebene mit dem For. olfactorium). Am hinteren Ende bildet sich noch ein kurzer Proc. oticus aus, der aber so kurz bleibt, daß er die Ohrkapsel nicht erreicht. Aus der vorderen, anfangs kontinuierlichen Verbindung des Palatoquadratums mit der vorderen Trabekularplatte geht später eine lose Verbindung (Art. ethmo-palatina) hervor. Der wichtige Unterschied, den Lepidosteus gegenüber Acipenser zeigt, liegt also darin, daß bei Lepidosteus das Palatoquadratum nicht nur durch das Hyomandibulare getragen wird, sondern sich außerdem selbst noch gelenkig mit dem Proc. basipterygoideus verbindet. Es ist das also ein amphistyler Typus (HUXLEY) in ganz ausgesprochener Form. — An dem langen und schlanken primordialen Unterkiefer von Lepidosteus ist in kurzer Entfernung vor der Gelenkfläche ein hoher Processus coronoideus bemerkenswert.

Polypterus. Hyostyler Typus. Art. ethmo-palatina.

Amia. Amphistyler Typus. Das Palatoquadratum tritt an seinem hinteren Abschnitt mit dem neuralen Cranium direkt in Verbindung: durch ein kurzes Band mit einem Fortsatz der Schädelbasis zwischen Foramen opticum und der Hauptmasse des Trigeminus (VAN WIJHE), ferner durch ein Band, das einen Fortsatz des Palatoquadratums an die hintere Wand der Orbita heftet (VAN WIJHE). Vorn bildet sich eine Art. ethmo-palatina aus.

Die Junctura basi-palatina, wie sie bei Lepidosteus als Gelenk und bei Amia (nach VAN WIJHE) als Syndesmose besteht, scheint aus der Junctura palatobasalis der Selachier hervorgegangen. Dann wäre die Articul. ethmo-palatina (Verbindung des vorderen Endes des Palatoquadratums an dem Planum ethmoidale) eine neue Einrichtung, verständlich durch die Aufgabe der medianen Verbindung beider Palatoquadrata. Die ethmoidale Lage der Palatobasalverbindung bei manchen Selachiern fordert jedoch zu neuen Untersuchungen hierüber auf.

Zungenbeinbogen. Der Zungenbeinbogen von Acipenser und Lepidosteus wurde von PARKER schon sehr frühzeitig in seine einzelnen (knorpeligen) Segmente zerlegt gefunden. Diese Segmente sind bei Acipenser (5): Hyomandibula (artikuliert an der Ohrkapsel unter dem lateralen Bogengang), Symplecticum (ist mit dem Palatoquadratum und Unterkiefer durch ein Band verbunden), Stylohyale, Keratohyale, Hypohyale; bei Lepidosteus fällt das Symplecticum als selbständiges knorpeliges Element weg und wird nur durch einen Fortsatz der Hyomandibula repräsentiert.

Bei Lepidosteus und Amia wird die Hyomandibula vom N. facialis durchbohrt Ein selbständiges knorpeliges Symplecticum findet sich auch bei Spatularia, fehlt aber den anderen Ganoiden; über das embryonale Verhalten fehlen Angaben. Die Verbindung des Symplecticums (resp. des entsprechenden Fortsatzes der Hyomandibula) mit dem Unterkiefer findet sich bei Acipenser, Spatularia, Amia (hier durch Gelenk hergestellt); bei Acipenser kommt es in dem Band, das die fragliche Verbindung herstellt, zur Bildung eines Knorpelkernes (VAN WIJHE). Zur Verbindung mit dem Operculum bildet sich bei den Ganoiden am hinteren Umfang der Hyomandibula ein Proc. opercularis aus.

Kiemenbogen. Die 5 Kiemenbogen bei Acipenser und Lepidosteus sind anfangs ungegliederte Knorpelspangen auf jeder Seite, erst nachträglich erfolgt die Zerlegung in einzelne bindegewebig getrennte Stücke (PARKER). Bei Acipenser zerfallen die beiden ersten Bogen in je 5 Stücke: Hypo-, Kerato-, Epi-, Infrapharyngo- und Suprapharyngobranchiale, der 3. Bogen in: Hypo-, Kerato-, Epi-, Pharyngobranchiale (letzteres einem Infrapharyngobr. entsprechend), der 4. (PARKER) in Kerato-, Epi-, Pharyngobranchiale, der 5. nur in Kerato- und Epibranchiale. Die Gliederung bei den übrigen Ganoiden ist ähnlich.

Auf die doppelten Pharyngobranchialia hat VAN WIJHE aufmerksam gemacht; wo sie bestehen, tritt die Kiemenvene zwischen ihnen hindurch. Ist nur ein Pharyngobranchiale vorhanden, so ist dies immer das Infrapharyngobranchiale. Lepidosteus besitzt, wie Acipenser, die doppelten Pharyngobranchialia an den beiden ersten Bogen. Bei Polypterus kommen nur 4 Branchialbogen zur Ausbildung. Genaue Angaben über die Verhältnisse der Branchialbogen bei den erwachsenen Ganoiden macht VAN WIJHE.

Copulae. Die Zahl der Copulae bei den Ganoiden schwankt. Bei Acipenser ist in jungen Stadien, nach PARKER, nur eine vorhanden, an die die Hypohyalia und die 3 ersten Hypobranchialia beider Seiten sich anlegen, auf späteren Stadien kommen hinter dieser noch 3 weitere hinzu. Bei Lepidosteus entsteht zuerst eine Copula communis zwischen den beiderseitigen 5 Branchialia, davor entsteht später ein selbständiges Glossohyale, das sich in die Zunge erstreckt. Nach VAN WIJHE's Darstellung des erwachsenen Kiemenapparates würde auch eine Zerlegung der Copula communis in zwei Stücke erfolgen.

Amia besitzt 4 Copulae, Polypterus nur eine. Ein Glossohyale fehlt beiden Formen.

Kiemenstäbchen. Endlich ist noch der dünnen knorpeligen Kiemenstäbchen zu gedenken, die als Stützen der Kiemenblättchen in diesen auftreten. Durch ihre Lage unterscheiden sie sich von den in den Septis gelegenen Kiemenstrahlen der Selachier; ob sie genetische Beziehungen zu diesen besitzen, ist daher fraglich.

II. Die Schädelknochen.

Bei den Ganoiden treten Verknöcherungen am Schädel in verschiedenem Umfange auf. In einigen derselben können mit ziemlicher Sicherheit schon die Homologa der Schädelknochen höherer Vertebraten erkannt werden; andere sind für den knöchernen Fischschädel charakteristisch. Daß die von den höheren Formen hergenommene Nomenklatur der Schädelknochen vielfach falsch ist, indem sie Homologieen vortäuscht, die nicht bestehen, ist zweifellos. Zusammenhängende Darstellungen über die Entwickelungsgeschichte der Schädelknochen bei den Ganoiden liegen, abgesehen von den aphoristischen Angaben Parker's, nicht vor; folgendes ist aus dem Verhalten der Knochen in ausgebildetem Zustande erschlossen worden.

Ersatzknochen des neuralen Primordialcraniums. Das neurale Primordialcranium bleibt bei den Knorpelganoiden ganz, bei den Knochenganoiden in großer Ausdehnung knorpelig und bildet bei den letzteren mehr oder minder ausgedehnte knorpelige Partieen zwischen und unter den einzelnen Ersatzknochen, die hier auftreten. Die letzteren verhalten sich an Zahl und Ausdehnung bei den einzelnen Formen verschieden, vielfach durchsetzen sie nicht die ganze Dicke des Knorpels, sondern dringen nur eine Strecke weit in ihn ein, so daß die Zerlegung des Knorpelschädels in einzelne Knochenterritorien sehr unvollständig sein kann. Besonders gilt dies von Amia, wo ein großer Teil des Knorpelschädels zeitlebens erhalten bleibt. Ueber die Entwickelung dieser Knochen ist so gut wie nichts bekannt, nur Parker hat sie von Lepidosteus auf einem jungen Stadium abgebildet und geschildert. Ich beschränke mich daher auf eine Aufzählung der in Betracht kommenden Stücke, unter Zugrundelegung der Verhältnisse von Amia (nach Bridge, Sagemehl, E. Ph. Allis), wo die Zahl der Knochen die größte ist. Bei Polypterus ist sie wesentlich kleiner; wie weit hier Ausfall einzelner Elemente oder Verschmelzung mehrerer in Betracht kommen, bleibt noch festzustellen. In der Occipitalregion treten auf: Basioccipitale und zwei Pleuroccipitalia. Ein Supraoccipitale fehlt den Ganoiden. In der Oticalregion finden sich: Epioticum, Intercalare (Opisthoticum), Prooticum, Sphenoticum, alle paarig. Ein interessanter Knochen ist das Intercalare, das bei Amia nach Sagemehl und bei Lepidosteus nach Parker in den Knorpelschädel eingesprengt, nach Allis dagegen bei Amia Deckknochen sein soll. Neuuntersuchung bleibt abzuwarten. Orbito-temporalregion: Basisphenoid (paarig, klein; fehlt bei Lepidosteus), Alisphenoid, Orbitosphenoid, beide ebenfalls paarig. Ethmoidalregion: Pleuroethmoidale (Präfrontale Aut.), Präethmoidale (Septomaxillare, Bridge, Sagemehl; siehe Teleostier).

Deckknochen an der Oberfläche und der Seite des Kopfes. Diese besitzen bei den Ganoiden ein besonderes Interesse infolge der mannigfachen Uebereinstimmungen, die sie mit den Schuppen-

und Plattenbildungen des Rumpfes besitzen und durch die sie als den letzteren gleichwertige Integumentossifikationen charakterisiert werden (O. Hertwig). Sie befinden sich hier also noch in einem primitiven Verhalten. Zum Ausdruck kommen diese Uebereinstimmungen in der sehr oberflächlichen Lage, im Bau und in der vielfach noch indifferenten Anordnung. Das Gesagte gilt für die Knochen im Bereich des neuralen Craniums wie für die der Kieferränder.

Deckknochen im Bereich des neuralen Craniums. Bei Acipenser liegen Knochenplatten sowohl auf der Decke des Primordialcraniums wie hinter dem Hyomandibulare in der Haut des Kiemendeckels. Von der Epidermis sind sie nur durch eine sehr dünne subepidermoidale Gewebsschicht getrennt; eine ebenfalls nur sehr dünne Bindegewebsschicht trennt sie vom Knorpel des Primordialcraniums. Auch bei Lepidosteus und Polypterus liegen sie in gleicher Schicht mit den rhombischen Schuppen des Panzers im Corium und sind wie diese mit einer Ganoinschicht überzogen; bei Lepidosteus tragen sie sogar noch kleine Zähnchen. Bei Amia ist ein Ganoinüberzug nicht beschrieben; die Lage der Knochen ist auch sehr oberflächlich. Was ihre Anordnung anlangt, so lassen sich bei Acipenser nur in einigen von ihnen Vorläufer der Parietalia, Frontalia und einiger anderer typischen Schädelknochen höherer Formen erkennen; bei anderen ist das nicht möglich. Die Zahl der Knochenplatten ist größer als die der typischen Deckknochen der höheren Formen, namentlich in der das Rostrum bedeckenden Haut findet sich eine große Anzahl kleiner Knochenstücke. Das System der Schädeldeckknochen befindet sich also bei Acipenser gewissermaßen noch in einem Zustande der Indifferenz. Die Zahl und Anordnung der fraglichen Knochen bei den Holostei entspricht dagegen schon mehr dem Verhalten bei höheren Formen; speciell Amia gestattet gut den Teleostiern den Anschluß. Polypterus und Lepidosteus zeigen manche Besonderheiten, namentlich an mehreren Stellen kleinere schuppenähnliche Knochenplatten (in der Umgebung des Auges, in der Schläfengegend und bei Lepidosteus auch am Oberkieferrand). Typisches Verhalten zeigen bei Amia: Parietalia, Squamosa (bei Amia reine Deckknochen). Frontalia, Nasalia, Supraethmoid (Dermoethmoid, Bridge; Ethmoid, Sagemehl; Supraethmoid, Parker and Bettany).

An der Basis des neuralen Craniums liegen als Schleimhautossifikationen das Parasphenoid und die Vomeres, alle drei bei Amia zahntragend und von einer dünnen Bindegewebsschicht bedeckt. Bei Polypterus liegen diese Knochen (ebenfalls bezahnt) dicht unter dem Epithel (Leydig, Sagemehl); bei Lepidosteus sind sie zahnlos. Bei den Knorpelganoiden ist der Vomer unpaar und ebenso wie das Parasphenoid zahnlos.

Knochen des Oberkieferrandes. Praemaxillaria fehlen den Knorpelganoiden; bei Knochenganoiden liegen sie, bezahnt, dem vorderen Ende des Primordialcraniums an. Das Maxillare liegt bei Knorpelganoiden (bei Acipenser zahnlos, bei Spatularia in der Jugend bezahnt, van Wijhe) am lateralen Umfang der oben erwähnten Knorpelspange, die von Gegenbaur als Repräsentant eines Lippenknorpels gedeutet wird; bei den Knochenganoiden liegt es (bezahnt) dem neuralen Cranium an; bei Lepidosteus wird es durch eine Reihe (8—9) schuppenähnlicher quadratischer Knochenplättchen repräsentiert, die auf ihrer unteren Fläche Zähne tragen. Die als Admaxillaria

(Gegenbaur 1898; Supramaxillare, Jugale) bezeichneten, manchmal in der Mehrzahl vorhandenen Knochenstücke sind reine Hautossifikationen.

Ossifikationen der Visceralbogen. Das Verhalten der Ersatz- und Deckknochen im Bereiche der Visceralbogen bei ausgewachsenen Ganoiden ist von van Wijhe speciell festgestellt worden; die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung wird gerade hier noch manche Frage zu klären haben.

Im Palatoquadratum wurde bei Knorpelganoiden nur ein Ersatzknochen gefunden, nämlich das Autopalatinum bei einem alten Stör und einer alten Spatularia. Bei den Knochenganoiden giebt es deren drei: Autopalatinum, Quadratum, Metapterygoid; jeder kann mit Verknöcherungen in der Schleimhaut der Mundhöhle verschmolzen sein. Als Deckknochen, welche das Palatoquadratum ganz oder fast ganz von der Begrenzung der Mundhöhle ausschließen, treten Dermopalatinum, Ekto- und Entopterygoid auf; bei Knorpelganoiden ist statt der beiden letztgenannten Knochen nur ein einziges Pterygoid vorhanden. Alle 3 Knochen können Zähne tragen und selbständig sein, oder sich mit anderen, auch Ersatzossifikationen, vereinen. Bei Amia findet van Wijhe 2 Dermopalatina, wohl als Folge unvollkommener Verschmelzung von Zahnbasen. (Genaueres s. bei van Wijhe.) Im Meckel'schen Knorpel können 4 Ersatzossifikationen vorkommen: Autarticulare, Angulare, Autocoronale, Mentomandibulare; bei Knorpelganoiden fand van Wijhe keine einzige Ossifikation, doch haben Parker für Acipenser, und Bridge für Spatularia (alte Tiere) ein Mentomandibulare beschrieben. Von Deckknochen kommt nur das Dentale allgemein vor; bei den Knochenganoiden findet sich außerdem ein Operculare (Spleniale), ein Dermarticulare und, mit Ausnahme von Polypterus, auch ein Supraangulare (Dermocoronale). Das Vorhandensein zweier selbständiger zahntragenden Knochen vor dem Operculare bei Polypterus und Amia ist wohl wie das doppelte Dermopalatinum von Amia die Folge einer unvollkommenen Verschmelzung von Zahnbasen.

Die Ersatzknochen des Kieferbogens liegen alle entweder an einem Gelenke oder an der Befestigungsstelle eines Ligamentes. An einem Gelenke entstehen Quadratum und Autarticulare; bei den Knochenganoiden auch das Autopalatinum, bei Lepidosteus noch das Metapterygoid. An der Befestigungsstelle eines Ligamentes entstehen das Autopalatinum der Knorpelganoiden (Insertion des Lig. ethmopalatinum), das Metapterygoid (Lig. metapterygoideum) und am Unterkiefer das Angulare (Lig. mandibulo-hyoideum) sowie das Mentomandibulare (Symphysenligament). Das Autocoronale giebt bei Lepidosteus der Sehne des M. temporalis eine feste Anheftung; bei Amia artikuliert es mit dem Sympleticum (van Wijhe).

Hyobranchialskelett. Die Hyomandibula ossifiziert bei Polypterus als einheitliches Knochenstück; bei Amia und Lepidosteus treten in ihr zwei Ossifikationen auf, eine obere und eine untere, die beide durch eine Synchondrose verbunden bleiben und als Os hyomandibulare (die obere) und Os symplecticum bezeichnet werden. Auch das Keratohyale wird bei Amia und Lepidosteus durch den Ossifikationsprozeß in 2 durch Knorpel verbundene Knochen zerlegt, von denen der obere unzweckmäßigerweise als Epihyale, der untere als Keratohyale bezeichnet wird. Die obere ist wohl durch die Anheftung des Lig. mandibulo-hyoideum bedingt. Bei Polypterus besteht in erwachsenem Zustand nur eine einheitliche

Ossifikation, über deren Bedeutung die Ontogenie noch aufklären muß. Das Stylohyale verknöchert bei Polypterus; bei den anderen Formen bleibt es knorpelig. Das Hypohyale verknöchert einfach bei Amia, Polypterus, Lepidosteus. Bei den Knorpelganoiden erhalten nur die Hyomandibula und das Keratohyale eine den Knorpel in seiner Mitte röhrenförmig umgebende Scheide, aus der die beiden Enden des Knorpels als Epiphysen herausstecken.

Unzweckmäßig ist die Bezeichnung Epihyale wegen des Anklanges an die „Epibranchialia“. Diese sind aber Teile der knorpeligen Kiemenbogen, während das sog. Epihyale nur eine selbständige Ossifikation ist, die weder funktionell noch morphologisch mit einem Epibranchiale verglichen werden kann. Auch die Verwendung der gleichen Bezeichnung Symplecticum für den selbständigen Knorpel der Knorpelganoiden und den Knochen der Knochenganoiden ist unzweckmäßig.

Die Verknöcherung der Segmente der Branchialbogen sowie die der Copulae erfolgt in verschiedener Ausdehnung. (Hierüber s. die Angaben von van Wijhe bezüglich der ausgebildeten Verhältnisse.) Die Ossifikationen bei den Knorpelganoiden bleiben oberflächlich, perichondrale Knochenscheiden.

Der bei den Ganoiden auftretende Opercularapparat (Opercularknochen und Radii branchiostegi) besteht aus sehr oberflächlich gelagerten Ossifikationen. Ein Operculum, das mit einem Höcker des Hyomandibulare verbunden ist, kommt überall vor und ist bei Spatularia der einzige Knochen; bei Polypterus besteht daneben noch ein Suboperculum; Acipenser besitzt 3 Stücke (Operculum, Suboperculum, Interoperculum), Lepidosteus und Amia 4 (Op., Subop., Interop. und Praeoperculum). Das Praeoperculum ist ein Schleimkanalknochen. Branchiostegalstrahlen besitzen Spatularia und die Knochenganoiden.

Teleostei.

I. Primordialcranium.

Untersuchungen über die Entwickelung des Primordialcraniums bei Teleostiern liegen vor von Parker, Stöhr, Willcox, Sewertzoff, Swinnerton; für die vergleichende Beurteilung hat Sagemehl Bedeutendes geleistet. Für die nachfolgende Darstellung sind außer den Angaben der Genannten auch eigene, an Salmo salar gewonnene Befunde vielfach verwertet.

A. Neurales Primordialcranium.

Die Skeletteile des neuralen Craniums erscheinen früher als die des Visceralskelettes, und zwar gilt dies nicht nur für das Sichtbarwerden der vorknorpeligen Anlagen, sondern auch für das Auftreten der knorpeligen Differenzierung (Stöhr; für Salmo salar und S. trutta). Mit wenigen Ausnahmen sind die Anlagen der Knorpelteile schon vor der Verknorpelung an der Lagerung der zelligen Elemente wohl erkenn- und abgrenzbar. Die frühesten Anlagen fand Stöhr bei Lachsembryonen von 7 mm Länge, als paarige, jederseits hinter dem Vagusaustritt der Chorda dorsalis anliegende Gewebsverdichtung: die hinteren Parachordalplatten. Gleichzeitig machen sich am lateralen Umfang der Ohrblase jederseits Vorläufer des periotischen Knorpels bemerkbar. Alsbald erscheinen im prächordalen Schädelgebiet die Trabeculae baseos cranii als paarige cylindrische Spangen seitlich unter dem Gehirn. Sie stehen

außer jeder Beziehung zur Chorda dorsalis und sind überhaupt vollkommen selbständig, enden also vorn wie hinten frei (Fig. 338). Eine fernere selbständige Anlage erscheint jederseits in einiger Entfernung lateral von der vorderen Chordaspitze: die vordere Parachordalplatte. Die Chordaspitze selbst bleibt geraume Zeit eine ganze Strecke weit vollkommen frei, nur von indifferentem Gewebe umgeben. Die vordere Parachordalplatte jeder Seite erhält einen selbständigen Knorpelkern, dehnt sich dann aber nach hinten hin aus, nähert sich dabei der Chorda und setzt sich zur Seite derselben mit der nach vorn wachsenden hinteren Parachordalplatte in Verbindung. So entsteht im chordalen Schädelabschnitt eine Basalplatte, die von der Chorda dorsalis in zwei seitliche Hälften zerlegt wird, und deren beide Hälften noch je zwei getrennte Knorpelherde aufweisen.

Fig. 338.

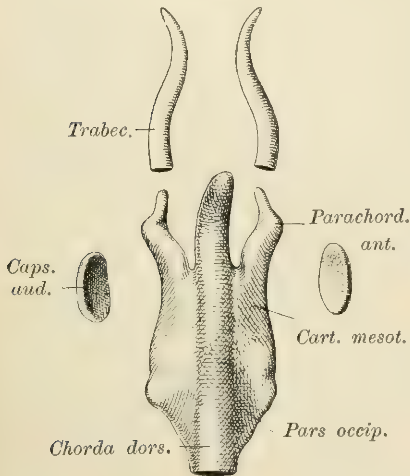


Fig. 339.

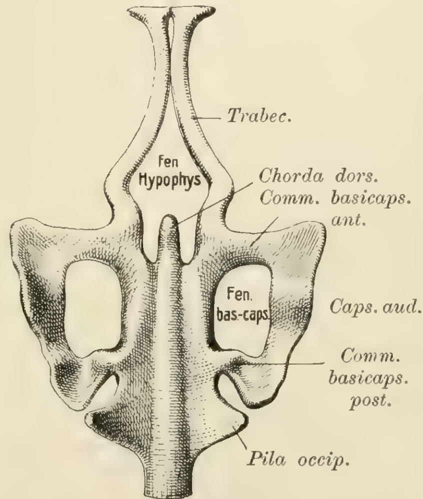


Fig. 338. Neurales Cranium eines ca. 11 mm langen Embryo von Salmo salar, von oben. Nach einem Plattenmodell von PH. STÖHR (Kopie von ZIEGLER). Vergr. ca. 65fach.

Fig. 339. Neurales Cranium eines ca. 13 mm langen Embryo von Salmo salar, von oben. Nach einem Plattenmodell von PH. STÖHR (Kopie von Ziegler). Vergr. ca. 65fach.

Noch vor vollendeter Verbindung des vorderen und hinteren Parachordale trennt sich das hintere in zwei durch verschiedene Dicke unterscheidbare Abschnitte, einen vorderen dickeren, der medial von der Ohrkapsel liegt, und einen hinteren dünneren, kaudal von der Ohrkapsel gelagerten. Im Anschluß an diesen hinteren dünneren Abschnitt bildet sich ein aufsteigender wirbelbogenähnlicher Knorpelteil aus: der Seitenteil der Occipitalregion (Occipitalbogen, STÖHR, Occipitalpfeiler). Ein spinalartiger Nerv wird in denselben nicht eingeschlossen; der erste derartige Nerv tritt hinter dem Occipitalpfeiler heraus und wird erst bei der Verknöcherung in das Pleuroccipitale aufgenommen.

Die drei neben der Chorda gelegenen und je eine Basalplattenhälfte konstituierenden Teile (vorderes Parachordale, vordere und hintere Hälfte

des hinteren Parachordale) vergleicht Stöhr den bei den Amphibien als Balkenplatte, mesotischer Knorpel, Occipitalplatte bezeichneten Teilen. Vorderes Parachordale und mesotischer Knorpel repräsentieren also die Pars otica des Gesamtparachordale. Von dem Occipitalteil des Schädels geben Sewertzoff (1897) und Willcox (1899) an, daß derselbe in der ersten Anlage Andeutungen einer Segmentierung zeige, die allerdings wesentlich im Verhalten der Myotome und Nerven ausgeprägt sei. Nach Sewertzoff entspricht der Occipitalteil des Schädels bei Carassius 3 Wirbelbogen (genauere Darstellung fehlt bisher); Willcox, dessen Untersuchung leider zu früh abbricht, fand, daß bei Salmo salar und Trutta fario der Occipitalteil inkl. des Occipitalbogens sich im Bereiche der 5 vordersten metotischen Myotome anlege. Die Myosepten zwischen dem 2. und 3., dem 3. und 4., sowie dem 4. und 5. Myotom befestigen sich an dem Parachordale; der Occipitalbogen Stöhr's, der mit dem Parachordale zusammenhängt, liegt mit seiner Basis in dem Myoseptum zwischen dem 5. und 6. Myotom, steigt aber schräg nach vorn hin auf, indem er das 5. Myotom kreuzt. Die 2 vordersten Myotome und der zum 3. gehörige Spinalnerv gehen embryonal wieder zu Grunde; die ventrale Wurzel des 4. Myotoms und der Nerv des 5. Myotoms sollen sich vereinen und den Wirbelkanal gemeinschaftlich vor dem zwischen dem 5. und 6. Myotom gelegenen Bogen (den Willcox als Occipitalbogen Stöhr's auffaßt) verlassen. Diese Angaben sind zum mindesten auffallend und verlangen eine Nachprüfung, da, wie bemerkt, bei Salmo der sog. Hypoglossus des erwachsenen Tieres erst bei der Verknöcherung in das Pleuroccipitale eingeschlossen wird. Auch Harrison's diesbezügliche Angaben sind nicht verwertbar, da er die Thatsache, daß beim erwachsenen Lachs ein Nerv durch das Pleuroccipitale austritt, nicht berücksichtigt. — Bei Gasterosteus konnte Swinnerton am Parachordale einen occipitalen und einen otischen Abschnitt unterscheiden, eine Segmentierung der Pars occipitalis aber nicht nachweisen. Auch bei Gasterosteus wird wie bei Salmo ein spino-occipitaler Nerv erst bei der Verknöcherung des Pleuroccipitale in das Cranium eingeschlossen. — Ein Stadium der Selbständigkeit der Ohrkapsel war bei Gasterosteus nicht zu konstatieren; letztere steht schon auf frühestem Stadium in Zusammenhang mit dem vorderen Teil des Parachordale.

Die Mangelhaftigkeit der embryologischen Angaben macht es bisher unmöglich, die Frage nach der Ausdehnung des Teleostiercraniums im Vergleich etwa mit der des Ganoidencraniums mit Sicherheit zu beantworten. Auf Grund des Vergleiches der ausgebildeten Zustände nimmt Sagemehl an, daß der bei Amia freie erste Occipitalbogen bei fast allen Teleostiern mit dem Cranium verschmolzen sei: er werde im erwachsenen Teleostierschädel repräsentiert durch die Knochenspange zwischen dem Foramen hypoglossi und dem For. occipitale. Der Hypoglossus der Teleostier entspräche dann dem Nerven, der bei Amia zwischen dem Cranium und dem ersten freien Occipitalbogen austritt. Gegen diese Vorstellung hat Gegenbaur (1887) Bedenken erhoben, indem er auf das verschiedene Verhalten des Hypoglossusaustrittes bei den Teleostiern hinweist und daraus folgert, daß auch ein Nerv allein dem Cranium einverleibt werden könne, ohne daß ein Wirbel zu folgen braucht. Die Befunde bei Salmo und Gasterosteus lassen diese vorsichtige Kritik Gegenbaur's als vollauf begründet erscheinen und zeigen zugleich, wie notwendig eine erneute genaue (und vollständige!) Untersuchung ist. — Wahrscheinlich entspricht die Ausdehnung des Craniums der Teleostier neben der Chorda der von Lepidosteus und Amia. — Ueber das Schicksal, das der 2. freie Occipitalbogen von Amia bei den Teleostiern erleiden kann, ist bei der Entwickelung der Wirbelsäule zu handeln. Bei Salmo, wie bei vielen anderen Teleostiern, bleibt er frei. Auch die Thatsache, daß bei manchen Teleostiern der 1. Wirbel total mit dem Schädel verschmilzt (Ostracion, Thynnus, Xiphias; s. Gegenbaur 1887), gehört in das Kapitel von der Wirbelsäule.

Die Trabekel scheinen schon bei oder doch bald nach ihrer Entstehung in der axialen Verlängerung der Parachordalia zu liegen und wachsen in dieser Lage mit den letzteren zusammen. Zur Bildung einer definitiven Sattellehne kommt es nicht; das Mittelhirnpolster wird in seinem oberen Abschnitt schon sehr frühzeitig zu einer dünnen Bindegewebsschicht (Rabl-Rückhard 1886).

Die Chorda dorsalis zeigt nach Swinnerton bei Gasterosteus zu keiner Zeit Zeichen der Reduktion, doch bleibt sie im Wachstum gegenüber den übrigen Schädelteilen zurück. Swinnerton fand sie noch beim erwachsenen Gasterosteus im Basioccipitale, wo sie im hinteren Abschnitte eine sehr starke Verbreiterung zeigte.

Das periotische Gewebe, das zur Ohrkapsel verknorpelt, stammt nach v. Noorden (1883) von dem parachordalen Gewebe ab (bei Salmoniden und einigen anderen Teleostiern beobachtet).

In der Folge treten nun noch weitere Verbindungen zwischen den verschiedenen isoliert entstandenen Skelettpartieen ein. Die Balken, deren vordere Enden schon vorher durch einen dicken Bindegewebsstrang miteinander verbunden wurden, werden nun knorpelig vereinigt, so daß eine breite Ethmoidalplatte entsteht, die sich mit ihren Seitenteilen unter die Geruchsgruben herunterschiebt. (Lundborg giebt an, bei Salmo salar die Abstammung des Knorpels der Ethmoidalplatte vom Ektoderm, und zwar vom Epithel des Mundhöhlendaches beobachtet zu haben.) Hinter ihr legen sich die Balken ganz nahe aneinander und verschmelzen zu einer in der Mittellinie gelegenen basalen Trabecula communis; erst die hinteren Enden der Balken weichen auseinander und begrenzen so eine Oeffnung (Fenestra hypophyseos oder Fen. basicranialis anterior), die sich kaudalwärts in die Fen. basicranialis posterior fortsetzt (Fig. 339). Letztere liegt zwischen den beiden vorderen Parachordalia; in sie ragt von hinten her die Chorda dorsalis hinein. Die hinteren Balkenenden verschmelzen mit den vorderen Parachordalia; die ursprüngliche Grenze liegt anfangs etwa in der Höhe der vorderen Chordaspitze und entspricht dem (in der Folge sich mehr verengernden) Uebergang der vorderen und hinteren basikranialen Fontanelle. Schließlich tritt auch eine vordere und eine hintere Vereinigung zwischen dem Parachordale und dem inzwischen vergrößerten periotischen Knorpel ein. Die zuerst auftretende vordere dieser basicapsulären Kommissuren, wie ich sie nennen möchte, bildet sich hinter dem Facialisaustritt (postfacial) zwischen dem periotischen Knorpel und dem vorderen Parachordale, die hintere zwischen jenem und dem mesotischen Knorpel. Auf diese Weise kommt zwischen dem lateralen Rande der Basalplatte, den beiden basicapsulären Kommissuren und dem periotischen Knorpel (der zunächst noch sehr wenig kapselartig gestaltet ist, sondern einen bandförmigen Knorpelstreifen am lateralen Umfang der Ohrkapsel darstellt) eine große basicapsuläre Lücke zu stande, die ventral von der Ohrblase gelagert ist und zunächst nur durch faseriges Bindegewebe verschlossen wird (Fig. 339). Parker, der sie zuerst (1872) beschrieb, bezeichnet sie als primordiale Fenestra ovalis, und auch Stöhr weist auf die bedeutungsvolle Thatsache hin, daß sie in ihrem ganzen Verhalten mit der Fenestra vestibuli der höheren Vertebraten (wenigstens mit der ersten Anlage derselben; s. Amphibien) übereinstimmt. Die hintere basicapsuläre Verbindung bildet sich bei Salmo salar (nach eigenen Untersuchungen) zwischen dem Glossopharyngeus und dem Vagus, so daß der Glossopharyngeus zunächst durch den hintersten Teil der basicapsulären Fenestra austritt.

Bei Gasterosteus ist nach Swinnerton die vordere basicapsuläre Verbindung schon sehr frühzeitig vorhanden, die hintere bildet sich viel später, und zwar auffallenderweise vor dem Glossopharyngeus, so daß dieser zusammen mit dem Vagus in ein gemeinsames Foramen jugulare eingeschlossen wird, das erst bei der Verknöcherung des Pleuroccipitale durch eine Brücke in zwei Teile zerlegt wird.

Die Vorgänge, die zu einer weiteren Vervollkommnung des Chondrocraniums, von dem in Fig. 339 dargestellten Stadium aus, führen, mögen nach den einzelnen Regionen geschildert werden. Der aufsteigende Teil der Occipitalregion verschmilzt mit dem hinteren Umfang der inzwischen vollständiger gewordenen Ohrkapsel hinter dem Vagus (Bildung des Foramen jugulare), und zwischen den Seitenteilen der Region entsteht eine ausgedehnte knorpelige Decke

über der Schädelhöhle. Dies erfolgt, wie Swinnerton für Gasterosteus feststellte, mehr von den Ohrkapseln als von den Occipitalbogen aus.

Das Schicksal der Chorda dorsalis sowie die Ausbildung der craniovertebralen Verbindungen verlangen noch specielle Untersuchung.

In der Labyrinthregion schreitet die Verknorpelung der Ohrkapsel weiter vor, wobei die basicapsuläre Fenestra geschlossen und der Glossopharyngeus in ein besonderes Foramen eingeschlossen wird. Eine Verknorpelung der medialen Wand erfolgt nicht, so daß zwischen

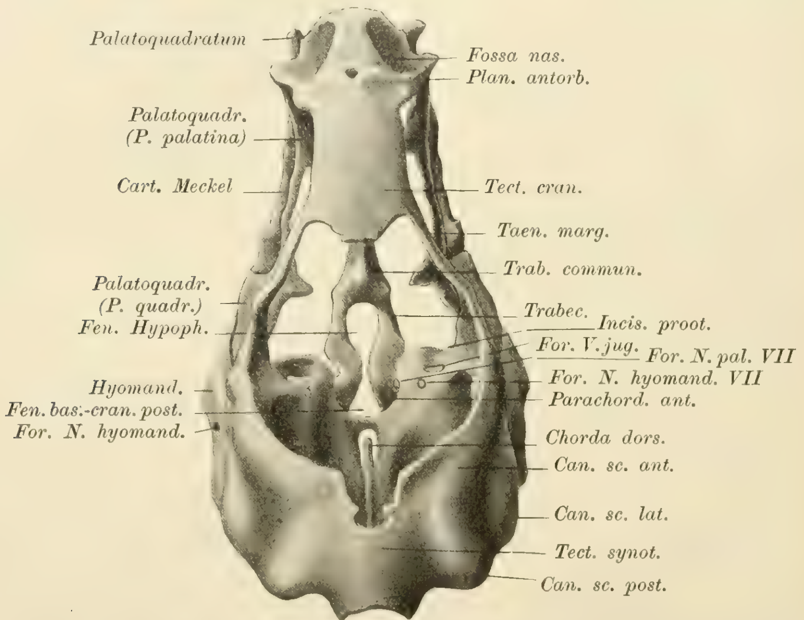


Fig. 340. Neurales Primordialcranium nebst Kieferbogen und Hyomandibula eines 25 mm langen Embryo von Salmo salar. Von der Dorsalseite. Nach einem bei 25facher Vergrößerung hergestellten Plattenmodell. Verhältnis von Abbildung zu Modell = 1:3.

der Labyrinth- und der Schädelhöhle zeitlebens eine große Lücke bestehen bleibt, und der Ohrkapselraum nur eine Seitennische des Cavum cranii bildet. Doch entstehen knorpelige Leisten (Septa semicircularia) medial von den Mittelstücken der häutigen Bogengänge (Fig. 341). Solche Septa, um die sich also die häutigen Bogengänge herumschlagen, finde ich bei Salmo salar 3 (S. semic. anterius, posterius, laterale); bei Gasterosteus beschreibt Swinnerton nur 2 (S. post. und lat.). Die vordere Ohrkapselkuppel springt nach vorn und seitlich als Processus postorbitalis des Knorpelcraniums vor.

Auch bei den anderen Wirbeltieren erfolgt die Verknorpelung der medialen Ohrkapselwand zuletzt; bei Petromyzon bleibt sogar eine große nur häutig geschlossene Lücke bestehen. Das Verhalten bei Teleostiern (und Ganoiden) ist wohl (phylogenetisch) als Reduktionserscheinung aufzufassen und abzuleiten von einem Zustand, wo eine vollständigere Verknorpelung der Wand bestand. Es scheint mir zusammenzuhängen mit einem Mißverhältnis zwischen der Volumszunahme des Gehirns und dem Breitenwachstum des gesamten Schädels. Auf jüngeren Stadien von Salmo besitzt der Utriculus des häutigen Labyrinthes eine verhältnismäßig größere Breite als später, wo seine mediale Wand durch das in die Breite wachsende

Gehirn lateralwärts gebuchtet wird. Das heißt also wohl, daß das Breitenwachstum des Schädels nicht Schritt hält mit dem Breitenwachstum des Gehirnes. In dem von dem Gehirn ausgeübten Druck dürfte dann der Grund dafür liegen, daß die Verknorpelung der medialen Ohrkapselwand unterdrückt wird. Durch vergleichend-anatomische Untersuchungen hat SAGEMEHL es wahrscheinlich gemacht, daß die Fenestrierung der medialen Ohrkapselwand phylogenetisch von dem Acusticusforamen ausging.

An der Basis des chordalen Schädelabschnittes ist die wichtigste Veränderung dadurch bedingt, daß die Parachordalia sehr beträchtlich

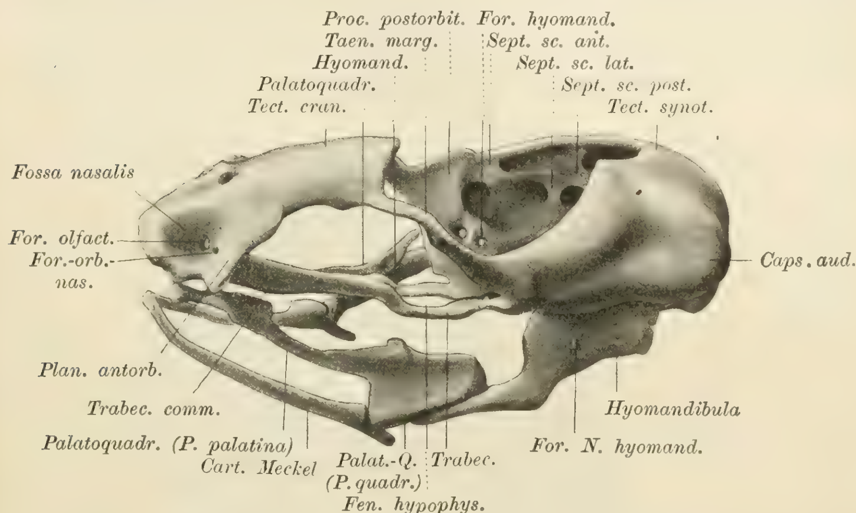


Fig. 341. Dasselbe Modell wie Fig. 340, von der linken Seite.

über die vordere Spitze der Chorda hinaus nach vorn wachsen, diese letztere aber im Wachstum zurückbleibt, sich also scheinbar zurückzieht und nur noch mit ihrer vordersten Spitze in den hintersten Teil der basikranialen Fontanelle vorspringt. Zwischen der vorderen Kuppel der Ohrkapsel und dem Parachordale bildet sich dann auch vor dem Facialis eine breite knorpelige Verbindung aus (präfaciale basisapsuläre Commissur), die den Austritt des Facialis von dem des Trigeminus trennt und mit selbständigen Oeffnungen den R. hyomandobularis des Facialis (lateral), den R. palatinus desselben Nerven (mehr medial, am Seitenrande des ursprünglichen vorderen Parachordale) und eine aus dem Schädelraum von vorn herkommende und vor dem N. hyomandibularis austretende Vene (V. jugularis Autt.) umschließt, während ihr Vorderrand die Incisura prootica bildet, vor welcher der Trigeminus austritt (Fig. 340). Ueber die vorderen Parachordalia hinweg wachsen von beiden Seiten her die Mm. recti laterales der Augen kaudalwärts vor, um durch die hintere basikraniale Fontanelle an die Ventralfläche der Schädelbasis zu gelangen. Die vorderen Parachordalia, über denen sie liegen, werden dadurch ventralwärts niedergedrückt, so daß sie in ein tieferes Niveau zu liegen kommen, als die mesotischen Teile der Basalplatte. Sie bilden so den Boden des mittleren Abschnittes des (hinteren) Augenmuskelkanals, der zwischen der Schädelbasis und dem Cavum cerebrale cranii in der Labyrinthregion und dem hintersten Teil der Orbito-temporalregion

zur Ausbildung kommt. Die laterale Begrenzung dieses Abschnittes des genannten Raumes, in dem die Mm. recti laterales liegen, bildet jederseits der basicapsuläre Verbindungsknorpel, während die Decke des Raumes (Fig. 342) durch den häutigen Boden des Cavum cerebrale cranii zu stande kommt, der in Form einer Membran zwischen den in höherem Niveau bleibenden Seitenteilen der Schädelbasis ausgespannt ist und hinten (dorsal von der Chorda) in den mesotischen Teil der Basalplatte, vorn in den supraseptal gelegenen häutigen Boden des Cavum cerebrale cranii der Orbito-temporalregion übergeht. Diese Anfangs membranöse Decke über dem mittleren Abschnitt des Augenmuskelkanals verknorpelt zum Teil: es bildet sich dabei erst eine Querbrücke über und vor der vorderen Chordaspitze

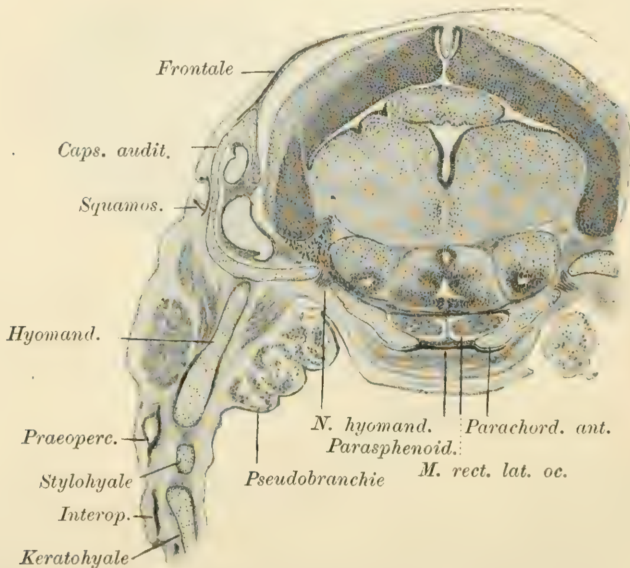


Fig. 342. Querschnitt durch den vorderen Teil der Labyrinthregion eines 24 mm langen Embryo von Salmo salar. Vergr. 24mal. Der Schnitt geht durch den mittleren Abschnitt des Augenmuskelkanales und zeigt das Verhalten desselben zu dem Skelett sowie zum Cavum cerebrale cranii.

(Fig. 340), diese dehnt sich dann kaudal- und rostralwärts weiter aus und läuft in eine vordere, zwischen beiden Nn. abducentes median gelegene Knorpelzunge aus. Die Nn. abducentes durchbohren also den lateral-vorderen häutigen Teil der Decke des Augenmuskelkanals, um in diesen einzudringen (hinter den Nn. palatini). In anderer Weise kommt der hinterste Abschnitt des Augenmuskelkanals zu stande. Die Mm. recti laterales, die durch die Fenestra basicranialis post. hindurch an die Ventralfläche der primordialen Schädelbasis wachsen, lagern sich zwischen diese und das Parasphenoid. Ihre Dickenzunahme drängt das Parasphenoid von der primordialen Schädelbasis weiter ab, während der mittlere Teil der Basalplatte über den Muskeln emporgedrängt wird, und die Basalplatte neben den Muskeln sich nach abwärts verdickt, so daß der Augenmuskelkanal eine laterale Begrenzung erhält.

Während also der mittlere Abschnitt des Augenmuskelkanals (der vorderste gehört der Orbito-temporalregion an) sich zwischen den vorderen Parachordalia und dem Gehirn, also dorsal von der primordialen Schädelbasis bildet und einen Abschnitt des primordialen Cavum cranii darstellt, entsteht der hintere Abschnitt ventral von der primordialen Schädelbasis und stellt einen Raum zwischen dieser und dem Parasphenoid dar, das die Basis des definitiven Craniums bildet. Die hintere basikraniale Fontanelle vermittelt die Verbindung zwischen beiden Abschnitten. Der Augenmuskelkanal gewinnt mit fortschreitender Entwickelung der Mm. recti laterales an Höhe und Breite; die Austrittsöffnung des N. palatinus kommt dadurch in ihn zu liegen, und der N. palatinus muß erst durch die häutige Decke des Kanals in diesen eindringen, um dann erst durch das basal gelegene Foramen an die Ventralfläche der Schädelbasis (auf die Dorsalfläche des Parasphenoids) zu gelangen. — Die hinteren Partieen der vorderen Parachordalia, die anfangs durch einen Zwischenraum von der Chorda getrennt waren, nähern sich ihr im Laufe der Entwickelung; ein schmaler Zwischenraum bleibt aber bestehen und wird später knöchern ausgefüllt (s. Basioccipitale).

Gegenbaur (1872) leitet den hinteren Augenmuskelkanal der Teleostier (ein „vorderer" findet sich im Skelett der Ethmoidalregion) von dem Canalis transversus her, der bei Selachiern die Schädelbasis quer durchsetzt. Sagemehl (1884) schließt sich ihm an, und weist darauf hin, daß auch Amia einen in der Basis cranii gelegenen Raum besitzt, der aber zum größten Teil von lymphoidem Gewebe erfüllt wird. Man kann nach S. annehmen, daß dieser Raum als Lymphraum präformiert war und sekundär von den Ursprüngen der Mm. recti laterales occupiert wurde. Diese Anschauung ist für den vorderen und den mittleren Abschnitt des Kanals ganz plausibel, der hintere Abschnitt ist aber auf Grund der obigen Darstellung anders aufzufassen: als ein Raum, der sich unter der ursprünglichen Basis cranii zwischen dieser und dem Parasphenoid, gebildet hat, bei der weiteren Ausdehnung der Mm. recti laterales.

An der Decke der Schädelhöhle bildet sich zwischen den hinteren Hälften beider Ohrkapseln ein ausgedehntes knorpeliges Dach (Tectum synoticum), das sich kaudalwärts in das Dach der Occipitalregion fortsetzt (Fig. 340).

In der Orbito-temporalregion, deren Grundlage die Trabekel und die aus der Verschmelzung ihrer vorderen Abschnitte hervorgegangene mediane Trabecula communis bilden, kommt es nur zu einer geringfügigen Verknorpelung der Wände des Schädelrohres; in der Hauptsache bleiben dieselben häutig und werden später aus diesem Zustand direkt in Knochen übergeführt. Die Konfiguration des häutigen Schädels erleidet eine bemerkenswerte Umwandlung durch Ausbildung des Septum interorbitale, d. h. der medianen Scheidewand zwischen beiden Orbito-temporalhöhlen, die über der (durch die paarigen und die unpaaren Trabekel gebildeten) Schädelbasis

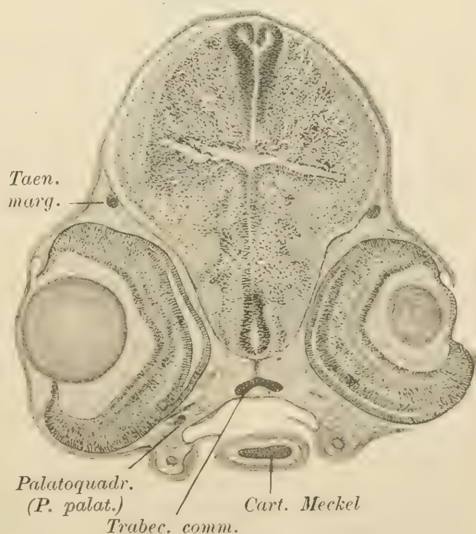


Fig. 343. Querschnitt durch den vorderen Teil der Orbito-temporalregion eines 12 mm langen Embryo von Salmo fario (Serie von Herrn Dr. Schlfip). Vergr. 48mal. Septum interorbitale über der Trabecula communis noch ganz niedrig.

und unter dem eigentlichen Cavum cerebrale cranii entsteht. Durch ihre Ausbildung wird der Boden der Schädelhöhle in supraseptale Lage emporgehoben, also von der Basis des Gesamtschädels entfernt. Das Septum, das anfangs überall niedrig ist (Fig. 343), nimmt mit fortschreitender Entwickelung namentlich in seinem vorderen (prochiasmatischen) Teil sehr bedeutend an Höhe zu (Fig. 344), während

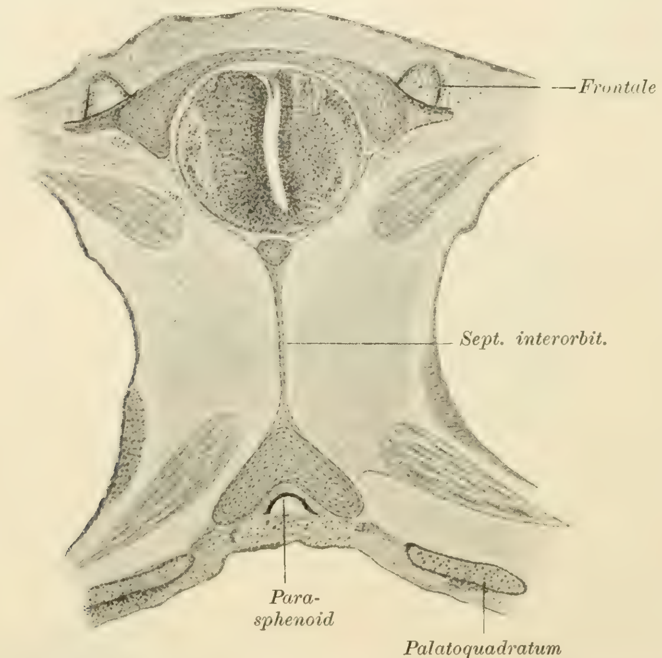


Fig. 344. Querschnitt durch den vordersten Teil der Orbito-temporalregion eines 25 mm langen Embryo von Salmo salar. Vergr. 56mal. Septum interorbitale über der Trabecula communis hoch; in seinem oberen Rande auf der Grenze gegen den supraseptalen häutigen Boden des Schädelrohres eine Verknorpelung, die nach vorn hin in den Knorpel der Ethmoidalregion übergeht. (Der Schnitt entstammt der Serie, nach der das Modell Fig. 340 u. 341 hergestellt sind und geht durch den vordersten Teil der Orbito-temporalregion, über der bereits ein knorpeliges Tectum cranii besteht.)

sein hypo- und metachiasmatischer Abschnitt niedriger bleiben (Fig. 345). Seine basale Anheftung findet es im hypo- und prochiasmatischen Abschnitt an der Trabecula communis, die zu einem niedrigen aufwärts gerichteten medianen Knorpelkamm auswächst, hinter dem Chiasma opticum dagegen, d. h. im Bereich der Fenestra hypophyseos, an einer Membran, die hier die beiden Trabekel verbindet und die erwähnte Lücke verschließt.

An seinem oberen Rande geht das Septum in den häutigen Boden der Schädelhöhle über, der sich kaudal an den knorpeligen Boden der Labyrinthregion anschließt und vor dem Chiasma opticum, entsprechend dem Verhalten des Septums, sehr erheblich ansteigt.

Der niedrige hypo- und metachiasmatische Abschnitt des Septums liegen nicht zwischen den Augen selbst, sondern zwischen den Augenmuskeln, die neben ihm sich nach rückwärts erstrecken. Der supraseptale häutige Schädelhöhlenboden dieser

Gegend deckt die Augenmuskeln (Mm. recti mediales und inferiores) von oben (Fig. 345) und geht lateralwärts in die Seitenwände des Cavum cranii über, die wenigstens im hinteren Teil der Orbito-temporalregion zur Verknorpelung kommen (Verbindungsmassen zwischen der Ohrkapsel und dem vorderen Parachordale und der Trabekel). In diesem Gebiet der Orbito-temporalregion kommt es so zur Bildung des vordersten Abschnittes des Augenmuskelkanals: der Boden desselben wird von beiden Trabekeln und der Membran zwischen beiden (sowie dem

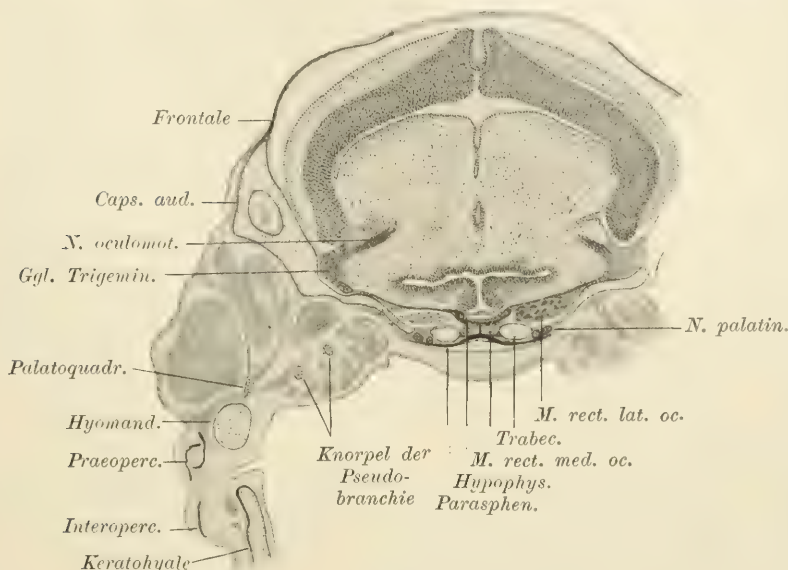


Fig. 345. Querschnitt durch den hinteren Teil der Orbito-temporalregion eines 24 mm langen Embryo von Salmo salar. Vergr. 24mal. Der Schnitt geht durch die Fenestra hypophyseos (zwischen beiden Trabekeln) und zeigt, wie die Hypophyse durch die beiden Mm. recti mediales ocul. und den zwischen diesen befindlichen metachiasmatischen Abschnitt des Septum interorbitale dorsalwärts aus dem Gebiete der Fenestra hinaus verlagert wird.

Parasphenoid), die Decke von dem häutigen Boden der Schädelhöhle gebildet, während die seitliche Begrenzung jederseits durch den unteren Abschnitt des Seitenwandknorpels zwischen Ohrkapsel und Trabekel zu stande kommt. Kaudalwärts geht er in den mittleren Abschnitt des Augenmuskelkanals (Fig. 342) über, ventralwärts öffnet er sich nach der Seite hin gegen die Orbita, entsprechend dem freien vorderen Rand des Seitenwandknorpels.

Durch die Augenmuskeln wird somit auch im hinteren Abschnitt der Orbitotemporalregion das Gehirn von der eigentlichen Basis cranii abgedrängt, und auch die Hypophysis cerebri kommt dadurch aus dem Gebiet der Fenestra hypophyseos heraus (Fig. 345).

Die Partieen, die innerhalb der häutigen Schädelwände der Orbitotemporalregion zur Verknorpelung kommen, sind bei Salmo folgende: 1) der hinterste Teil der Seitenwand, unter und vor der vorderen Ohrkapselkuppel: er bildet eine den Postorbitalfortsatz vergrößernde, mit der Ohrkapsel zusammenhängende, über dem Trigeminus gelagerte Knorpelwand, sowie eine ventral vom Trigeminus gelegene, nicht sehr ausgedehnte Wandpartie die sich hinten an die präfaciale basicapsuläre Commissur anschließt und vorn eine Verbindung mit der Trabekel erlangt, 2) eine obere Randleiste (Taenia marginalis, Supraorbitalband): dieselbe zieht im Anschluß an den dorsalen Abschnitt der oben ge-

schilderten Wandpartie am dorsal-lateralen Rande der häutigen Schädelwand nach vorn, um in den gleich zu erwähnenden Deckenabschnitt überzugehen (Fig. 341); 3) die Decke über der vorderen Hälfte des orbito-temporalen Schädelhöhlenabschnittes: in sie geht die Taenia marginalis über; endlich 4) ein Teil des Septum interorbitale und der anschließenden Schädelwand jederseits (Boden und Seitenwände) ganz vorn hinter der Ethmoidalregion (in Fig. 344 im Beginn). Die übrigen Gebiete der Schädelhöhlenwände, also auch das Gebiet der Seitenwand, durch das die Aeste des Trigeminus, der Oculomotorius und der Trochlearis hindurchtreten, bleiben bis zu ihrer Verknöcherung häutig. Vorn endet das Cavum cranii blind an dem dorsalen Teil der ethmoseptalen (präcerebralen) Knorpelmasse; an der Basis dieses vordersten Schädelhöhlenabschnittes liegt jederseits neben der Mittellinie ein Foramen olfactorium evehens, durch das der N. olfactorius heraustritt, um eine Strecke weit frei durch die Orbita zwischen dem M. obliquus superior und dem M. obliquus inferior zu verlaufen und dann erst durch das Foramen olfactorium advehens des Planum antorbitale zur Geruchsgrube zu dringen. Auf jungen Stadien, wo der Geruchssack lateral vom ventralen Umfang des Gehirns liegt, hat der N. olfactorius nur einen ganz kurzen Verlauf; erst mit der Entfernung des Geruchssackes vom Gehirn wächst er lang aus, ohne aber in seinem hinteren Abschnitt eine Skelettumhüllung zu bekommen (s. Ethmoidalregion).

Septum interorbitale. Zur Ausbildung eines Septum interorbitale (tropibasischer Schädeltypus) kommt es bei den meisten Teleostiern; nur in einzelnen Fällen unterbleibt sie (Siluroiden, Homaloptera unter den Cyprinoiden; nach Sagemehl). Ueber Details der Septumbildung s. Sagemehl. Die Höhe des Septums ist sehr verschieden, so daß die Orbitae bald nur in ihrem unteren Teil, bald in fast ganzer Höhe durch dasselbe getrennt werden. Entsprechend verhält sich die Ausdehnung der supraseptal gelegenen Schädelhöhle: bei niedrigem Septum ist sie weiter als bei höherem. Bei Fehlen des Septums reicht die Schädelhöhle von der Schädelbasis (Parasphenoid) bis zur Schädeldecke, und die Foramina optica sind getrennt; bei Vorhandensein des Septums fließen die letzteren zusammen. Die Ausbildung des Septums hängt zusammen mit der Größe der Augen, offenbar aber auch mit der Lagerung derselben: die Augen bleiben nahe dem Gehirn, d. h. der Mittelebene, liegen und entfernen sich nicht sehr weit lateralwärts. So drängen sie bei ihrer Vergrößerung die Schädelhöhle mit dem Gehirn aufwärts und bedingen die Ausbildung des Septums unter der letzteren. Vielleicht fällt die Bildung des Septum interorbitale unter den gleichen Gesichtspunkt wie der Mangel der medialen Ohrkapselwand: beide Erscheinungen lassen sich in Zusammenhang bringen mit der schmalen, von beiden Seiten komprimierten Form des Teleostierschädels, die einem Zusammengedrängtsein aller Teile gegen die Mittelebene ihre Entstehung verdankt. Die Bildung des vorderen und hinteren Augenmuskelkanals kann in Zusammenhang mit dieser Umwandlung als eine Einrichtung aufgefaßt werden, die eine Verlängerung der Muskeln ermöglicht.

Decke der Orbito-temporalregion. Die Decke über der vorderen Hälfte des orbito-temporalen Schädelhöhlenabschnittes besitzt bei ihrer Entstehung eine Beziehung zu dem Corpus pineale. Sie bildet sich als Deckenquerleiste (Epiphysarleiste) dicht hinter dem Corpus pineale und tritt dann in Verbindung mit der von hinten herkommenden Randspange sowie durch eine ähnliche Spange jederseits mit dem Knorpel der Ethmoidalregion. So werden 2 Fontanellen des Schädeldaches, eine größere hintere und eine kleinere vordere, gebildet. Die vordere, die wohl der Präfrontallücke der Selachier entspricht, schließt sich allmählich (in Fig. 340 ist als Andeutung von ihr noch eine kleine Oeffnung vorhanden); die hintere wird nicht vollständig knorpelig geschlossen, wohl aber später in 2 (auch beim erwachsenen Tier bestehen bleibende) seitliche Hälften zerlegt, indem sich eine mittlere Deckenspange (Taenia tecti medialis) ausbildet (Fig. 346). Dieselbe verknorpelt hauptsächlich von vorn her, im Anschluß an die Mitte der ursprünglichen Epiphysarleiste, doch zeigt die im Bereich der vorderen Hälfte der Labyrinthregion sich bildende Partie eine größere Selbständigkeit und verknorpelt für sich. Der

hinterste Teil der Fontanelle bleibt ungeteilt, da die mittlere Deckenspange nicht ganz bis an das Tectum synoticum reicht; seine Verschlußmembran verknöchert später (s. Supraoccipitale p. 677).

Bei Gasterosteus entsteht nach SWINNERTON ebenfalls hinter dem Corpus pineale die Epiphysarspange; diese setzt sich jedoch durch obere Randspangen nur mit dem Ethmoidalskelett, nicht aber mit der Ohrkapsel in Verbindung. Die hintere Dachfontanelle erhält somit keine seitlichen Begrenzungen. Dagegen ist bei manchen anderen Teleostiern (z. B. Esox), die Decke des Knorpelschädels vollständiger als bei Salmo. — Bei Gasterosteus gehen, nach SWINNERTON, Teile der Taeniae marginales sowie die Trabekel neben der Fenestra hypophyseos embryonal zu Grunde, so daß der vordere und der hintere Teil des Primordialcraniums voneinander getrennt werden.

Das Skelett der Ethmoidalregion bildet sich im Anschluß an die Ethmoidalplatte (p. 663). Auf dieser erhebt sich das Septum nasi, in seinem mittleren Teil schmal, vorn und hinten verdickt. In dem hinteren verdickten präcerebralen Teil endet dorsal das Cavum cranii blind. Der vordere verdickte Teil nebst dem medianen Gebiet der Ethmoidalplatte wächst zu einem kurzen Rostrum aus. Lateral vom Internasalseptum auf den Seitenteilen der Ethmoidalplatte lagern die Geruchssäcke; die Geruchsgruben, die medial vom Septum, basal von der Ethmoidalplatte, vorn von der rostralen Verbreiterung des Septums begrenzt werden, erfahren eine Begrenzung gegen die Orbita durch Ausbildung je eines hohen Planum antorbitale, das sich auf der Ethmoidalplatte erhebt, medial mit dem Septumknorpel zusammenhängt und dorsal in das Tectum des orbito-temporalen Schädelhöhlenabschnittes übergeht. Auf der Grenze zwischen dem Planum antorbitale und dem Septalknorpel liegt jederseits das Foramen olfactorium advehens, lateral-dorsal davon das Foramen orbitonasale für den R. ophthalmicus des Trigeminus. Zwischen beiden Foramina olfactoria wird der präcerebrale Teil der septalen Knorpelmasse eine Strecke weit ausgehöhlt durch den vorderen Augenmuskelkanal, eine vorn blind im Knorpel endende Grube, in die von beiden Orbitae aus die Ursprünge Mm. obliqui oculi (sup. und inf.) einwachsen. Die Grube, in ihrem hinteren Teil durch ein knorpeliges Septum in zwei seitliche Hälften geteilt, in ihrem vorderen einheitlich, dringt mit fortschreitender Entwickelung als enger Kanal tief nach vorn hin in das Internasalseptum ein.

In der Umgebung der Nasenlöcher und in der Hautbrücke, die beide trennt, bildet sich bei vielen Teleostiern (Cyprinoiden, Characiniden) ein 8-förmiger Nasenflügelknorpel, der mit dem Knorpel des Primordialcraniums nirgends zusammenhängt. Er ist dem der Selachier homolog (SAGEMEHL). Ob er selbständig entsteht, ist unbekannt.

Verhalten des N. olfactorius. Das eigentümliche, vielen Teleostiern zukommende Verhalten, daß die Wand der Schädelhöhle in der vorderen medialen Ecke der Orbita von einem For. olfactorium evehens durchsetzt ist, und der heraustretende N. olfactorius eine Strecke weit frei durch die Orbita verläuft, um durch ein besonderes For. olfactorium advehens des Planum antorbitale zur Geruchsgrube zu dringen, muß wohl abgeleitet werden von dem gewöhnlichen Verhalten, wo die Wände der Schädelhöhle direkt in das Skelett der Ethmoidalregion übergehen, und das Cavum cranii durch ein For. olfactorium oder einen längeren Canalis olfactorius mit der Geruchsgrube kommuniziert. Entsprechende Formen giebt es auch unter den Teleostiern (Siluroiden, Cyprinoiden, Mormyriden, Gadiden, nach SAGEMEHL). SAGEMEHL hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei diesen letzteren Formen sich auch der Lobus und Nervus olfactorius anders verhalten: der Bulbus olf. liegt dem Geruchssack an und wird durch einen langen, in dem Canalis olfactorius verlaufenden Tractus mit dem Hemisphärenhirn verbunden (Selachiertypus). Bei höher stehenden Formen tritt nun an der vorderen Ecke der Orbita eine durch eine

Membran geschlossene Lücke der Schädelhöhlenwand auf, und von hier aus läßt sich eine Reihe von Zuständen feststellen, in denen diese Fenestrierung fortschreitet. Gleichzeitig damit zieht sich der Bulbus olfactorius vom Geruchssack gegen das Gehirn zurück, und zwischen ihm und dem Geruchssack spinnt sich ein langer Nervus olfactorius aus. Dieser kommt bei fortschreitender Fenestrierung der Schädelhöhlenwand frei in die Orbita zu liegen. Dies die Vorstellung von Sagemehl. Es will mir jedoch scheinen, als ob es sich hauptsächlich um eine Fenestrierung und Usurierung der Wand eines Canalis olfactorius, wie er z. B. bei Amia besteht, nicht aber um eine solche der eigentlichen Schädelhöhlenwand handelt. Für das Verständnis des Vorganges kommen offenbar mehrere Momente in Betracht: die Ausbildung des Septum interorbitale, die Vergrößerung der Orbita nach vorn hin in den antorbitalen Knorpel und besonders auch das Einwachsen der Mm. obliqui oculi in den medianen Knorpel der Ethmoidalregion. Gerade das letztere Moment scheint mir als definitiv befreiender Faktor für den Olfactorius von besonderer Wichtigkeit. Der Canalis olfactorius selbst ist als in den Raum der Orbita aufgegangen zu betrachten, die beiden Foramina olfactoria als seine ursprüngliche rostrale und kaudale Mündung. Die vermittelnden Zustände sind ontogenetisch bisher noch gar nicht untersucht.

B. Primordiales Visceralskelett.

Präkraniale Skelettteile.

In der Umgebung des vorderen Schädelendes der Teleostier kommen knorpelige Skelettstücke vor, die als präkraniale aufgefaßt und in irgend einer Weise mit den so bezeichneten Teilen der Selachier verglichen werden. Ihre Natur ist noch sehr unsicher.

1. Ein unpaarer, von Sagemehl als Rostrale bezeichneter Knorpel (Schnauzenteil, Stannius; Premaxillary piece, Pollard), der diskret ist oder mit dem vorderen Ende des Schädels zusammenhängt, findet sich bei Siluroiden, Scomberesociden, Cyprinodonten u. a. und dient hier zur Anlagerung des Praemaxillare.

Sagemehl vergleicht ihn einem Knorpel, der bei Heptanchus in der Syndesmose zwischen beiden Palatoquadrata liegt; Pollard findet sein Homologon bei Myxine und scheint ihn auch für eine dem vorderen oberen Lippenknorpel der Selachier gleichwertige Bildung zu halten.

2. Bei Salmo bildet sich seitlich unter dem Rostrum je ein kleines Knorpelchen (Subrostrale), dem das Praemaxillare aufliegt. Der Knorpel entsteht erst nach dem Knochen (s. Praemaxillare). Dieser diskrete Knorpel verträgt wohl eher den Vergleich mit dem vorderen Oberlippenknorpel der Selachier. Parker beschreibt statt eines zwei Knorpelchen (upper labials).

3. Als Submaxillaria bezeichnet Sagemehl 1—3 kleine Knorpelchen, die unter dem Maxillare zur Ausbildung kommen können (Catostomiden, Gymnotus, Perca). Vielleicht repräsentieren sie in ihrer Gesamtheit den hinteren Oberlippenknorpel der Selachier.

4. Vielen Teleostiern kommt endlich ein Mundwinkelknorpel zu, der in der Mundwinkelfalte liegt (Joh. Müller, Stannius). Er scheint dem unteren Lippenknorpel der Selachier zu entsprechen.

Pollard beschreibt im ganzen 7 Paare präkraniale Skelettteile der Teleostier, die bei Siluroiden, bei der einen oder anderen Form, zu langen Tentakeln ausgewachsen vorkommen können. Darunter zählt er auch die Nasenflügelknorpel sowie einige „vorknorpelige“ Partieen. Die Tentakel vergleicht er mit denen von Myxine. Die Richtigkeit dieser Vorstellungen ist sehr zweifelhaft.

Die Visceralbogen.

Kurz nach Beginn der knorpeligen Differenzierung des neuralen Craniums erscheinen der Reihe nach von vorn nach hinten die Anlagen der Visceralbogen als paarige Gebilde, die, in den „häutigen“ Visceralbogen gelegen, mit dem neuralen Schädel in keiner Verbindung stehen, sondern dorsal wie ventral frei enden. In der ventralen

Mittellinie entwickelt sich selbständig ein median gelagerter Knorpelstab, Copula communis, an dessen Seiten sich Zungenbein- und Kiemenbogen bald anfügen. Bei ca. 9 mm langen Embryonen von Salmo trutta finden sich 6 von den 7 Visceralbogen sowie die Copula communis deutlich angelegt und in der knorpeligen Differenzierung begriffen; bei jungen, seit einigen Tagen ausgeschlüpften Lachsen ist das knorpelige Visceralskelett in seinen wesentlichen Teilen ausgebildet (Stöhr).

Kieferbogen. Schon bei den 9 mm langen Embryonen von Salmo trutta sind das Palatoquadratum und der primordiale Unterkiefer voneinander abgesetzt, und zwar zeigt sich das Palatoquadratum nicht so weit entwickelt wie der Unterkieferknorpel (Stöhr). Vom Palatoquadratum ist zuerst nur der Quadratteil vorhanden; die definitive Form desselben, namentlich auch die verdickte Pars articularis, bilden sich erst allmählich aus. Die Pars palatina tritt erst später (bei 12—13 mm langen Lachsembryonen) auf und zwar als ein Auswuchs des Quadratabschnittes. Die Bildung eines vorknorpeligen Streifens geht der Knorpelbildung voraus; nach Lundborg stammt das ihn bildende Zellmaterial vom ektodermalen Epithel des Mundhöhlendaches. Zuweilen schreitet die knorpelige Differenzierung nicht kontinuierlich von hinten nach vorn vor, sondern in der vorderen Hälfte der vorknorpeligen Leiste entsteht ein selbständiger Knorpelherd, der erst später mit dem von der Pars quadrata aus entstandenen Abschnitt zusammenfließt. Das vordere Ende des Palatinknorpels legt sich anfangs an die Seite der Ethmoidalplatte an; bei älteren Embryonen von Lachs und Hecht (Abb. bei Walther) haben sich zwei Verbindungen ausgebildet, eine hintere an der Basis der Antorbitalgegend (Junctura ethmo-palatina) und eine vordere zur Seite des vordersten Teiles des Ethmoidalskelettes (sie mag J. rostro-palatina heißen).

Nach Parker entsteht der vor der J. ethmo-palatina gelegene (Prepalatin-) Abschnitt des Palatinknorpels sekundär als ein Auswuchs aus dem hinteren Teil; dann würde also die J. rostro-palatina ebenfalls sekundär sich erst ausbilden; die Abbildungen von Walther (von Esox) legen aber den Gedanken nahe, ob nicht beide Verbindungen aus der ursprünglichen Anlagerung des Palatinknorpels an der Seite der Ethmoidalplatte (die in ziemlich langer Linie erfolgt) hervorgehen. Neuuntersuchung ist notwendig.

Der primordiale Unterkiefer ist an seinem ventralen Ende von dem der anderen Seite anfangs weit getrennt, rückt diesem aber später immer näher, so daß bei jung ausgeschlüpften Lachsen eine nur schmale Fuge die beiderseitigen Knorpel vereinigt.

Zungenbeinbogen. Auch die beiderseitigen Hälften des Zungenbeinbogens sind anfangs weit voneinander getrennt; der Bogen entsteht also paarig. Zwischen den ventralen Enden beider Hyalia liegt schon frühzeitig das vordere Ende der Copula communis. Schon bei 9 mm langen Embryonen von Salmo trutta fand Stöhr einen jeden Bogen als einen prochondralen Streifen, an dem drei isolierte Knorpelherde zu konstatieren waren, als Anlagen des Hyomandibulare, Symplecticum und Keratohyale. Das Hyomandibulare wird vom Truncus hyoideo-mandibularis des Facialis durchbohrt; sein dorsales Ende liegt seitlich unter der Ohrblase, das ventrale gabelt sich in zwei vorknorpelige Fortsätze, die aber Knorpelkerne enthalten: der vordere ist das Symplecticum, der hintere das Keratohyale. Das Symplecticum liegt dicht hinter dem Quadratum, wird

aber von diesem durch eine schmale Lücke getrennt; das Keratohyale endet ventral frei. Später tritt am ventralen Ende des Keratohyale als isolierter Knorpelherd noch das Hypohyale auf, und von dem dorsalen Ende des Keratohyale gliedert sich das Stylohyale ab. In Gegensatz hierzu steht die nachträgliche knorpelige Vereinigung des Symplecticums mit dem Hyomandibulare. Bei jung ausgeschlüpften Lachsen bildet das Hyomandibulare eine mächtige sagittal gestellte Platte, deren dorsaler Rand den vordern zwei Dritteln der Ohrkapsel angeheftet ist, und die nach unten in einen schmäleren Knorpelfortsatz (in den das Symplecticum aufgegangen ist) ausläuft (Stöhr).

Von Interesse ist, daß das Symplecticum zuerst mit einem selbständigen Knorpelkerne auftritt (wie bei Knorpelganoiden), dann aber mit dem Hyomandibulare verschmilzt. Durch den Ossifikationsprozeß wird dann aufs Neue eine Zerlegung des Hyomandibularknorpels bewirkt.

Von den Kiemenbogen sind bei 9 mm langen Embryonen von Salmo trutta 4 angelegt als paarige Stäbe, deren Länge vom 1. bis zum 4. abnimmt. In der ventralen Mittellinie hängen die beiderseits entsprechenden nicht zusammen, dorsalwärts verlieren sie sich in indifferentes Gewebe. Erst später entwickelt sich auch das 5. Kiemenbogenpaar. Die knorpeligen Bogen sind alle ursprünglich ungegliedert; die Gliederung erfolgt also erst nachträglich, und zwar findet Stöhr zuerst die Hypobranchialia von den ventralen Enden der drei ersten Bogen abgegliedert.

Bei Salmo zerfallen die drei ersten Bogen jederseits in ein Hypobranchiale, Keratobranchiale, Epibranchiale, Pharyngobranchiale; am 4. Bogen fand sich nur einmal (Salmo salar, 25 mm) ein Hypobranchiale abgegliedert, meist unterbleibt die Abgliederung, und beim erwachsenen Tier fehlt ein solches Stück stets; das 5. Branchiale bleibt ungegliedert und kurz. Das gleiche Gliederungsschema hat nach Stannius für die meisten Teleostier Gültigkeit.

Copulae. In dem kernreichen Gewebe zwischen den ventralen Enden der Kiemenbogen differenziert sich ein Knorpelstab, dessen vorderes Ende zwischen den ventralen Enden der Zungenbeinbogen liegt, und der sich von hier aus nach hinten weiter bildet. An diese längere Zeit ungegliedert bleibende Copula communis stoßen von den Seiten her die Hyal- und Branchialbogen an. Die Zerlegung in mehrere Stücke erfolgt sekundär. Zurerst gliedert sich das vorderste stark verbreiterte Ende als Glossohyale ab und wächst zu einer platten langen Knorpelzunge heran. Die Abgliederung erfolgt entsprechend der Anlagerungsstelle der Hypohyalia. Der dahinter gelegene Abschnitt der Copula zerfällt beim Lachs noch in zwei Teile, von denen der vordere im Bereich des 1., 2. und 3., der hintere in dem des 3., 4. und 5. Branchiale liegt. Das 3. Branchiale artikuliert auf der Grenze der beiden Abschnitte. Im ganzen wird also die Copula communis in drei knorpelige Copulae zerlegt.

Kiemenstäbchen. Von diesen gilt das bei den Ganoiden Gesagte (Fig. 346). Auch in der Pseudobranchie treten zahlreiche knorpelige Stäbchen auf (Fig. 345).

II. Die Schädelknochen.

Ueber die Entwickelung der Schädelknochen bei den Teleostiern verdanken wir Huxley, Parker, Gegenbaur, Vrolik, Walther, Schmid-Monnard, Sagemehl, Friedmann, Swinnerton und Schleip Angaben, die verschiedene Teleostierformen betreffen. Die auf meine Veranlassung unternommenen Untersuchungen von Schleip

beziehen sich auf Salmo salar und S. fario; ich lege sie der nachfolgenden Darstellung hauptsächlich zu Grunde.

Die Schädelknochen der Teleostier, über deren Nomenklatur und Homologisierung das für die Ganoiden Gesagte gilt, zeigen in ihrer Genese manche Besonderheiten, die bei anderen Wirbeltieren wenigstens nicht in diesem Maße ausgebildet sind. Sie kamen schon teilweise im allgemeinen Teil zur Sprache.

Nach dem Schema typischer Deckknochen entwickeln und verhalten sich bei Salmo: Parietale, Frontale, Nasale, Supraethmoidale, Praemaxillare, Maxillare, Jugale, Ekto- und Entopterygoid, Parasphenoid, die Orbitalia, Supratemporalia, das Supraoperculare und die Knochen des Opercularapparates. Knochen, die als Deckknochen entstehen, bald nach ihrem Auftreten aber mit einer Ersatzknochenkomponente zu einer neuen Einheit verschmelzen (Amphiostosen, Mischknochen), sind bei Salmo: Squamosum, Palatinum, Articulare, Supracopulare. Ein Fortschreiten der Deckknochenossifikation in die Tiefe und auf das Perichondrium zeigen der Vomer bei Salmo und das Pharyngeum inferius bei Cyprinus; von vornherein zeigt den doppelten Charakter das Dentale.

Die als Deckknochen auftretenden Ossifikationen, mögen sie diesen Charakter zeitlebens behalten oder auf die eine oder die andere Art auch Ersatzknochencharaktere erlangen, entstehen entweder ohne Beziehung zu irgendwelchen besonderen Gebilden, oder zeigen Beziehungen zu Schleimkanälen oder Zähnen. In dem Vorhandensein oder Fehlen derartiger Beziehungen verhalten sich die einzelnen Knochen bei den verschiedenen Teleostierformen durchaus nicht gleichartig.

Ganz ohne derartige Beziehungen sind bei Salmo: Parietale, Orbitale I, Supraorbitale, Supraethmoidale, Jugale, Intercalare, Parasphenoid, Ektopterygoid, Entopterygoid, Supracopulare, Operculum, Inter- und Suboperculum, die Radii branchiostegi.

Die Anlage der Knochen, die zu Schleimkanälen Beziehungen besitzen, beginnt bereits zu einer Zeit, wo noch keine eigentlichen Schleimkanäle, sondern erst die einzelnen Sinnesknospen in der Epidermis bestehen. Unter den Sinnesorganen erfolgt eine Ansammlung von Zellen, die das Bildungsmaterial für den späteren Knochen abgeben, und in deren Mitte auch bald eine Knochenlamelle auftritt. In der Folge senkt sich die Haut, in deren Gebiet die Sinnesorgane liegen, dem späteren Verlaufe des Schleimkanals entsprechend, ein und bildet eine Schleimfurche, die sich weiterhin zu einem Schleimkanal abschnürt. Die Knochenlamelle nimmt dabei die Form einer Hohlrinne und dann die einer Röhre an, die nur von Stelle zu Stelle durchbrochen ist, um die kleinen Querkanälchen des Schleimkanals zur Haut treten zu lassen. Die als Schleimröhrenknochen seit Alters bekannten Gebilde bleiben auf diesem Zustande stehen; bei den typischen Deckknochen findet in der Folge noch eine Verbreiterung des Knochens statt, und zwar wächst die „Basalplatte“ der Röhre, d. h. der Teil, der den Grund des Kanals bildet, unter der Röhre weg stark in die Fläche, so daß ein breiterer Knochen entsteht, dem die enge Röhre aufsitzt.

Knochen mit Schleimkanälen sind bei Salmo: Frontale, Nasale, die Orbitalia (außer dem ersten), Supraoperculare, Supratemporalia, Praeoperculum, die Deckknochenanteile des Squamosum, Dentale, Articulare. Nasale, Supraoperculare, Supratemporalia werden gewöhnlich als Schleimröhrenknochen bezeichnet.

Nach KLAATSCH sind die Osteoblasten, die sich unter den Sinnesknospen ansammeln, und das Bildungslager für den Knochen abgeben, ektodermaler Herkunft. Allgemeine Anerkennung hat das bisher nicht gefunden.

Bei den Panzerwelsen liegen die Schädeldeckknochen im Corium und sind zahlreicher als bei den meisten anderen Teleostiern; eine Bestimmung der Homologie der einzelnen Elemente stößt daher auf Schwierigkeiten. Ganz besonders gilt das von Hypostoma, wo der primitive Charakter auch noch durch den Zahnbesatz (wie ihn die Platten des Rumpfes besitzen) ausgedrückt ist (O. HERTWIG). Bei Callichthys ist die Zahl der Knochenplatten geringer als bei Hypostoma, die einzelnen sind regelmäßiger gestaltet und zahnlos. Auch bei anderen Teleostierformen findet sich die sehr oberflächliche Lage der Schädeldeckknochen (Sclerodermi, Erythrininen), bei anderen liegen sie tiefer und werden dann von dickerer Haut bedeckt. Bei den Knochen, die einen Schleimkanal einschließen, bedingt nach SAGEMEHL die verschieden tiefe Lagerung einen Wechsel im Verhalten des Kanals. Liegen die Knochen oberflächlich, so laufen die Schleimkanäle in ihnen; rücken die Knochen in größere Tiefe, so prominieren die Röhren, in denen die Schleimkanäle liegen, über die Fläche des Knochens; bei gewissen Formen der Teleostier kommt es sogar zu einer völligen Ablösung der Knochenröhren von den Knochen des Schädeldaches (Gymnotus, einige Muränoiden, Cyprinoiden u. a.). Es finden sich dann Schleimröhrenknochen über den eigentlichen Schädelknochen.

Für manche der zahntragenden Knochen der Teleostier ist noch die Entstehung aus Konkrescenz von Zähnen nachgewiesen (Pharyngeum superius und Pharyngeum inferius von Salmo, Esox, Cyprinus); bei den meisten derartigen Knochen erfolgt aber wenigstens bei Salmo die Entwicklung unabhängig von den Zähnen, und letztere verbinden sich erst sekundär mit den Knochen.

Zahntragend sind bei Salmo: Praemaxillare, Maxillare, Vomer, Palatinum, Dentale, Pharyngeum inferius, Phar. superius, Dermentoglossum. Gerade in dieser Hinsicht zeigen die verschiedenen Teleostierformen viele Differenzen.

Die Ersatzknochen occupieren das Chondrocranium bei den Teleostiern in sehr verschiedenem Umfange; meist bleibt ein sehr beträchtlicher Teil von ihm im knorpeligen Zustande erhalten. Die Zahl der einzelnen Ersatzknochen ist dabei ziemlich groß, aber ihre Ausdehnung ist beschränkt. Und zwar können, wie bei den Ganoiden, nicht nur zwischen den einzelnen Stücken größere Knorpelzonen bestehen bleiben, sondern bei manchen Formen dringen die Knochen auch nur wenig in die Tiefe des Knorpels ein, so daß die Zerlegung des Knorpelschädels in knöcherne Territorien sehr unvollständig sein kann (Alepocephalus, GEGENBAUR). Die Ethmoidalgegend bleibt häufig in größter Ausdehnung knorpelig.

Die perichondralen Knochenlamellen auf der Oberfläche des Chondrocraniums, mit denen die Ersatzknochen ihre Entstehung beginnen, entwickeln sich häufig sehr selbständig gegen die Umgebung hin weiter und bilden Leisten und Fortsätze aus, während der unterliegende Knorpel noch durchaus intakt ist. Die enchondrale Verknöcherung schließt sich also erst spät an die perichondrale an. Doch kommt es auch vor, daß der Knorpel einfach resorbiert wird, und nur die perichondral entstandene Knochenlamelle stehen bleibt. Mehrere Knochen am neuralen Cranium entstehen von 2 perichondralen Knochenlamellen aus, einer äußeren und einer inneren, die Anfangs auch selbständig sein können. Endlich verknöchern auch die unverknorpelt gebliebenen Teile der Anlage des Primordialcraniums und lassen so teils selbständige Knochen, teils Abschnitte von solchen hervorgehen.

Knochen im Gebiete des neuralen Craniums.

Reine Ersatzknochen des neuralen Craniums sind: Basioccipitale, Pleuroccipitalia, Supraoccipitale, Epiotica,

Prootica, Sphenotica, Basisphenoid, Alisphenoidea, Orbitosphenoidea, Pleuroethmoidalia, Praeethmoidalia; dazu kommen als Mischknochen die Squamosa und als Bandverknöcherungen die Intercalaria.

Basioccipitale. Entsteht bei Salmo (S. salar, 24 mm) paarig, und zwar jederseits aus 2 perichondralen Knochenlamellen, die der dorsalen und der ventralen Fläche der Basalplatte seitlich von der Chorda dorsalis aufliegen und nur vorn, im Bereich der Fenestra basicranialis posterior, am medialen Rande des parachordalen Knorpels zusammenhängen. In diesem Gebiete bildet sich zwischen der Chorda und eben dieser Uebergangspartie der dorsalen und ventralen Knochenlamelle eine knöcherne Ausfüllmasse. Diese, sowie dahinter die beiderseitigen Knochenlamellen selbst umwachsen dann die Chordascheide, so daß eine Vereinigung der beiderseitigen Anlagen zu stande kommt. Markraumbildung, endochondrale Verknöcherung des Basalplattenknorpels schließen sich an. Durch Verknöcherung des subcerebralen der Schädelbasis aufliegenden faserigen Bindegewebes entsteht über der ursprünglichen perichondralen Lamelle und mit ihr zusammenhängend eine dicke spongiöse Knochenmasse; auch an der (gegen den hinteren Teil des Augenmuskelkanals blickenden) Ventralfläche erhält das Basioccipitale eine leistenförmige Verdickung durch Ossifikation des Bindegewebes zwischen ihm und dem Parasphenoid, die zum Teil auch auf Kosten des hier entspringenden M. rectus lateralis oculi zu setzen ist (s. p. 622). Die dorsale Lamelle des Knochens bleibt von der Begrenzung des For. occipitale magnum ausgeschlossen durch die cerebrale Lamelle des Pleuroccipitale, die sich bis an die Chorda vorschiebt.

Pleuroccipitale. Bildet sich ebenfalls aus zwei perichondralen Knochenlamellen, die am Knorpel in der Umgebung des Vagusloches auftreten und zunächst nicht zusammenhängen. Später dehnt sich die perichondrale Verknöcherung aus, so daß das Glossopharyngeusloch, die laterale Wand des Recessus sacculi und die untere und die mediale Wand des Canalis semicircularis posterior in den Bereich des Knochens zu liegen kommen; an den Rändern der Nervenlöcher findet Vereinigung der inneren und der äußeren perichondralen Lamelle statt. Die Verknöcherung ergreift ferner den ganzen Seitenteil der Occipitalregion, und setzt sich sogar kaudalwärts über den Rand desselben fort, so den 1. spinalen Nerv umschließend, der dann als N. hypoglossus das Pleuroccipitale durchsetzt. Im Anschluß an die perichondrale Verknöcherung ossificieren endlich auch die membranösen Partieen am Eingang zum Recessus sacculi und zum Canalis semicircularis posterior. Markraumbildung, endochondrale Verknöcherung treten ebenfalls später auf.

Supraoccipitale. Entsteht von vornherein unpaar mit einer dorsalen und einer ventralen perichondralen Knochenlamelle auf dem Tectum synoticum. Diese greifen nach vorn auf die Seitenränder der großen Dachfontanelle über, und zwischen ihnen wird die Lücke durch Ossifikation der Membran ausgefüllt, die den hinteren Teil dieser Fontanelle verschließt. Später, wenn die Taenia tecti medialis sich nach hinten hin bis in dieses Gebiet ausgedehnt hat, erhält auch sie noch eine Strecke weit eine dorsale und eine ventrale perichondrale Knochenlamelle. Durch Ossifikation der medianen Endsehne zwischen den dorsalen Abschnitten des Seitenrumpfmuskels entsteht die Spina occipitalis mediana als Fortsatz des Supraoccipitale. Das Supraoccipitale fehlt den Ganoiden; sein Auftreten bei den Teleostiern führt SAGEMEHL auf den Uebertritt eines Dornfortsatzes auf den Schädel zurück. Das Epioticum (HUXLEY; Occipitale externum, CUVIER) erscheint zu gleicher Zeit wie das Pleuroccipitale bei 12 mm langen, eben ausgeschlüpften Forellen, zunächst als äußere perichondrale Knochenlamelle oben am lateralen Umfang des Canalis semicirc. post. Später wird der Knorpel von innen her durch Resorptionsvorgänge verdünnt, und zugleich erscheint — an dem noch intakten Knorpel — eine innere Lamelle, die nirgends mit der äußeren zusammenhängt. Im Anschluß an die äußere Lamelle verknöchert ein Teil des Ligamentes, durch das der obere Zinken des oberen Supracleithrale sich an den Knochen anheftet. Letzterer erhält so einen Fortsatz. In dieser Gegend ist später unter der äußeren perichondralen Lamelle der Knorpel ganz geschwunden, so daß, da hier auch keine innere Lamelle vorhanden ist, die Wand des Bogenganges nur von der äußeren gebildet wird.

Das Intercalare (VROLIK; Opisthoticum, HUXLEY) ist eine bei Lachsen von 33 mm Länge auftretende Ossifikation eines Teiles des Bandes, das den unteren Zinken des oberen Supracleithrale an die Unterfläche des Pleuroccipitale heftet. Der Knochen ist vom Pleuroccipitale durch Bindegewebe getrennt und geht hinten in den unverknöchert bleibenden Teil des Bandes über. Das Intercalare von Salmo ist somit eine reine Bandossifikation, und dies scheint bei der Mehrzahl der Teleostier der Fall zu sein, wofern es nicht überhaupt fehlt. Doch glaubt SAGE-

mehl, daß bei Characiniden der Knochen wenigstens zum Teil durch Ossifikation eines Teiles des Primordialschädels entstehe. Sagemehl knüpft daran, unter Berufung auf die Zustände bei Amia, die Hypothese, daß das Intercalare der Teleostier ursprünglich ein primordialer Knochen war, der durch partielle Ossifikation des oben genannten Bandes einen hinteren Fortsatz erhielt. Durch das Autosquamosum, das sich im Knorpel der Labyrinthregion nach hinten hin ausbreitete, sei dann das Intercalare beschränkt und schließlich aus dem Primordialschädel überhaupt herausgedrängt worden. Nur der hintere Fortsatz habe sich wegen seiner Beziehung zu dem Bande länger erhalten. Schließlich kann aber auch er schwinden.

Prooticum (Huxley; Aile temporale, Cuvier). Beginnt bei 24 mm langen Lachsen mit zwei perichondralen Knochenlamellen auf dem Knorpel in der Umgebung des Facialisloches. Beide Lamellen, eine innere (dorsale, cerebrale), und eine äußere (ventrale), hängen anfangs nicht zusammen und vereinen sich erst später am Foramen n. facialis und an der Incisura prootica. Knorpelresorption, die mit Zerstörung der Knochenlamellen (vor allem der inneren) beginnt, schließt sich an, und später auch endochondrale Verknöcherung. Die ursprünglich perichondrale Ossifikation breitet sich aus: einerseits nach außen auf die Sehnen der Levatores arc. branch. und des Adductor arc. pal., andererseits nach innen, auch auf unverknorpelte Partieen des häutigen Primordialcraniums. So erhalten der vordere und mittlere Abschnitt des Augenmuskelkanales knöcherne Decke und Seitenwand; die Foramina des Abducens, Facialis, Palatinus, Oculomotorius und des zweiten und dritten Trigeminusastes werden knöchern umrandet; die Vena jugularis wird in einen Knochenkanal eingeschlossen.

Sphenoticum (Parker und Bettany; Frontal postérieur, Cuvier). Entsteht bei 30 mm langen Lachsen als äußere perichondrale Knochenlamelle auf dem Proc. postorbitalis des Primordialcraniums (Fig. 346) und dehnt sich von hier aus längs des Ansatzes des M. levator arc. palat. nach hinten aus bis an den lateralen Umfang des vorderen Bogenganges, sowie dorsal- und ventralwärts. Später entsteht selbständig an der Innenwand des Can. semicircul. eine innere Lamelle. Das Sphenoticum geht somit vorn nur aus einer äußeren Lamelle, hinten, wo der Knorpel nur eine verhältnismäßig dünne Wand des Bogenganges darstellt, aus einer doppelten perichondralen Lamelle hervor. — Der Umstand, daß das Sphenoticum bei vielen Teleostiern auf seiner Oberfläche die Skulptur typischer Hautknochen zeigt und auch einen Schleimkanal enthält, fordert zu specieller Untersuchung auf. Sagemehl hält den Knochen für einen Integumentknochen, der sekundär in die Tiefe gerückt sei.

Squamosum (Pteroticum Parker). Ist seiner Natur nach ein Amphisquamosum, d. h. es entsteht aus zwei Komponenten: einem Dermosquamosum, das im Integument um einen Schleimkanal herum sich bildet, und einem Autosquamosum, das als perichondrale Ossifikation am Knorpel der Ohrkapsel sich bildet.

Das Dermosquamosum entsteht wie andere Schleimkanalknochen; die betreffenden Sinnesknospen sind bei jung ausgeschlüpften Forellen bereits vorhanden und kommen dann in eine Furche zu liegen, die durch Einsenkung der Epidermis entsteht. Bei Forellen von 17 mm Länge beginnt in einer subepithelialen (durch deutliche Basalmembran vom Epithel getrennten) Zellansammlung die Bildung einzelner dünner Knochenplättchen. Die Furche schnürt sich zum Kanal ab, und dieser wird vom Dermosquamosum umwachsen. Bei Lachsen von 24 mm tritt das Autosquamosum als perichondrale Knochenlamelle am Canalis semicircularis lateralis der knorpeligen Ohrkapsel auf, vom Dermosquamosum durch eine Bindegewebsschicht getrennt. Bald erscheint auch an der Innenwand des lateralen Bogenganges eine innere perichondrale Lamelle. Dermo- und Autosquamosum verwachsen dann; der gemeinsame Knochen dehnt sich weiter aus, Knorpelresorption und endochondrale Verknöcherung schließen sich an. Außen erhält der Knochen ein Relief durch Ossifikation benachbarter Gewebspartieen: durch Ossifikation der Sehne des M. levator operculi entsteht eine Crista, und hinten bildet sich am Autosquamosumabschnitt ein Processus, an dessen Entstehung ein Band sowie Muskelsehnen beteiligt sind; endlich ossifiziert das Gewebe, das die Gelenkfläche für das Hyomandibulare auskleidet und das embryonalem Knorpel gleicht. (Schmid-Monnard beschreibt es beim Hecht als Knorpelgewebe, das direkt verknöchert.)

Nicht an allen Stellen ist die getrennte Anlage des Dermo- und des Autosquamosum gleich deutlich erkennbar; an einigen Stellen, wo das Auftreten einer selbständigen perichondralen Lamelle bisher noch nicht zu beobachten war, liegt gleichwohl in späteren Stadien das Squamosum dem Knorpel ganz eng an. Die Selbständigkeit der perichondralen Lamelle an den anderen Stellen läßt trotzdem den Knochen in seiner Gesamtheit als Compositum auffassen; an jenen erwähnten

Stellen scheint die perichondrale Lamelle sofort bei ihrer Entstehung mit dem Dermosquamosum zu verschmelzen oder, was vielleicht richtiger ist, von vornherein im Anschluß an das letztere zu entstehen.

Basisphenoid (nicht allen Teleostiern zukommend). Erscheint bei 26 mm langen Lachsen als Verknöcherung in dem metachiasmatischen häutigen Abschnitt des Septum interorbitale vor der Hypophysis cerebri und in der supraseptal gelegenen Membran, die den Boden des Cavum cerebrale cranii und zugleich die Decke über dem vordersten Abschnitt des hinteren Augenmuskelkanals bildet (Fig. 346). Durch die Lokalität der Entstehung erklärt sich die T-Form des

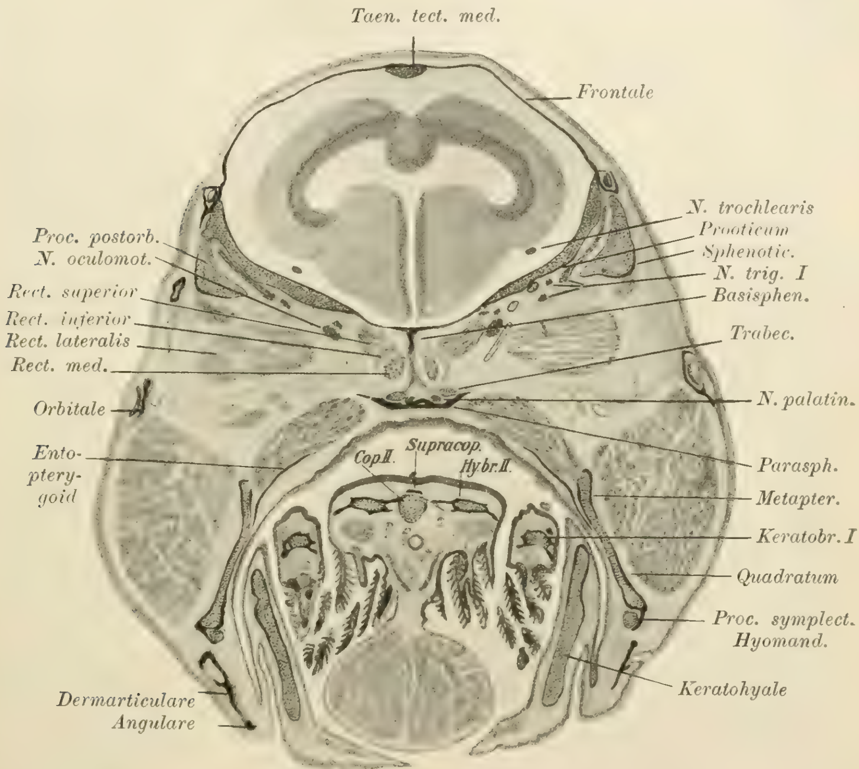


Fig. 346. Querschnitt durch den hinteren Teil der Orbito-temporalregion eines 40 mm langen Embryo von Salmo fario (Serie von Herrn Dr. SCHLEIP). Vergr. 16mal. Die knorpeligen Kiemenstäbchen sind nicht bezeichnet.

Knochens, dessen vertikale Platte ein Septum des Augenmuskelkanals bildet. Das Basisphenoid ist somit bei Salmo ontogenetisch häutig präformiert und von vornherein unpaar. Die häutige Präformation darf aber wohl nicht dazu führen, es aus der Reihe der Ersatzknochen zu streichen; möglicherweise läßt sich bei anderen Teleostiern noch Knorpelbildung bei der Genese des Basisphenoids nachweisen. Bei Amia ist das Basisphenoid paarig und in den Knorpel eingesprengt; der unpaare Charakter bei den Knochenfischen kann auf die Ausbildung des Septum interorbitale zurückgeführt werden (SAGEMEHL).

Alisphenoid. Entsteht sehr spät (Salmo fario von 40 mm) in Form von zwei perichondralen Knochenlamellen, einer inneren und einer äußeren, auf der knorpeligen Schädelseitenwand vor der Ohrkapsel. Im Anschluß an den perichondral entstandenen Abschnitt ossifiziert auch ein Teil der häutig gebliebenen Seitenwand der Orbito-temporalregion. Das Alisphenoid schließt in selbständige Foramina den N. trochlearis und den ersten Ast des Trigeminus ein und begrenzt von oben her das Foramen opticum. Hat nichts mit dem Alisphenoid der Säuger zu thun.

Orbitosphenoid. Entsteht paarig bei 35 mm langen Lachsembryonen durch Ossifikation der membranösen Schädelseitenwand hinter dem Olfactoriusaustritt, oberhalb des Septum interorbitale. Dorsal setzt sich die Verknöcherung auf das äußere und das innere Perichondrium des ventralwärts gebogenen Randes des knorpeligen Schädeldaches, ventral auf das Perichondrium des Septum interorbitale fort. Hier kommen auch die beiderseitigen Anlagen zur Vereinigung. Der Knochen umwächst das For. olfactorium evehens jeder Seite. Das unpaare Orbitosphenoid der meisten Teleostier ist von den paarigen Orbitosphenoiden von Amia abzuleiten. Die Ausbildung des Interorbitalseptums kann nicht der einzige Grund für die Verschmelzung beider Knochen zu einem sein, da auch die Siluroiden trotz Mangels eines Interorbitalseptums den Knochen unpaar besitzen (Sagemehl). Vielfach wird das Orbitosphenoid als Ethmoid aufgefaßt wegen der Beziehung zum Olfactoriusaustritt (Cuvier, Stannius, Bruch u. A.).

Pleuroethmoidale (Ethmoidale laterale; Bojanus, Arendt; Frontal antérieur, Cuvier). Ist ein typischer perichondraler Knochen, der bei 35 mm langen Lachsembryonen als perichondrale Auflagerung auf dem Antorbitalfortsatz auftritt. Resorption und endochondrale Verknöcherung des Knorpels folgen später, und zugleich ossifiziert der Anfang eines Ligamentes, das vom Processus antorbitalis zum Palatoquadratknorpel zieht.

Praeethmoidale (Swinnerton; Septomaxillare, Sagemehl). Kommt beim Lachs nicht vor, wohl aber bei Esox, bei Cyprinoiden u. a. Es stellt eine primordiale Verknöcherung vorn seitlich an der Spitze des Ethmoidalknorpels dar, über der vorderen lateralen Ecke des Vomer. Der Vergleich dieses Knochenterritoriums mit dem Septomaxillare der Amphibien, den Bridge aufgestellt hat, ist ganz unmöglich, und die Uebertragung des gleichen Namens auf den Knochen ein Mißgriff. Der von Swinnerton gebrauchte Name Praeethmoid erscheint ganz zweckmäßig. Der Knochen ist schon bei Amia vorhanden, besitzt aber hier die Beziehung zum Palatinum noch nicht, die wohl als sekundär erworben zu betrachten ist (Sagemehl).

Deckknochen am neuralen Cranium sind: Parietale, Frontale, Nasale, Supraorbitale, Supratemporalia, Supraoperculare, alle beiderseits vorhanden, dazu das unpaare Supraethmoidale; Parasphenoid und Vomer unpaar an der Schädelbasis.

Das Parietale entsteht auf dem dorsolateralen Umfang der Ohrkapsel; das Frontale (Fig. 344—346) auf dem vordersten Teil der Ohrkapsel, der Taenia marginalis und dem Tectum cranii in der vorderen Hälfte der Orbito-temporalregion, das Nasale auf dem Knorpel der Ethmoidalregion. Im übrigen kann bezüglich der genannten Knochen wie über die 6 Orbitalia, das Supraorbitale, die Supratemporalia und das Supraoperculare (Bruch) das schon Gesagte genügen. Das Supraethmoidale, das bei Salmo wie bei vielen anderen Teleostiern einen richtigen Deckknochen darstellt, gewinnt bei manchen Formen (Cyprinoiden, Characiniden u. a.) Beziehungen zum Primordialcranium, indem es sich tief in den Knorpel des Internasalseptums hinein fortsetzt. In welcher Weise diese Beziehungen erlangt werden, ob durch kontinuierliches Fortschreiten der Ossifikation von dem Deckknochen aus oder durch Auftreten einer selbständigen perichondralen Ossifikation, bleibt noch festzustellen.

Parasphenoid und Vomer sind die Schleimhautknochen an der Schädelbasis. Das Parasphenoid ist der bei Salmo ontogenetisch am frühesten auftretende Knochen; er nimmt wesentlichen Anteil an der Begrenzung des hinteren Augenmuskelkanals. Der Vomer entsteht bei Salmo in der Mundschleimhaut unter dem Ethmoidalknorpel unabhängig von den Zähnen, mit denen er erst nachträglich verschmilzt. Er ist anfangs vorn paarig, hinten unpaar angelegt. Bei Esox fand Walther die erste Anlage des Vomer paarig und auf jeder Seite durch Konkrescenz von 2 Zahncementplatten zu stande kommen. Nach Verschmelzung der beiderseitigen Anlagen zu einem unpaaren Stück wächst dieses dann selbständig weiter, und die übrigen noch auftretenden Zähne verbinden sich sekundär mit ihm. Auch Friedmann scheint den Vomer zu meinen, wenn er sagt, daß beim Hecht der Oberkiefer durch Konkrescenz von Zahnsockeln entsteht. (Das Maxillare von Esox besitzt keine Zähne!) Bei Salmo verfolgte Schleip das Vorschreiten der Verknöcherung gegen den Knorpel der Ethmoidalregion hin, unter dem der Vomer entsteht. Schließlich liegt der Vomer dem Knorpel an einer Stelle unmittelbar an. Die weitere Entwickelung ist noch nicht beobachtet, dagegen ist bekannt und besonders von Sagemehl hervorgehoben, daß bei vielen Teleostiern (Characiniden, Cyprinoiden u. a.) im erwachsenen Zustand der Vomer sich tief in den Knorpel des

Internasalseptums hinein erstreckt. Es scheint somit, daß die Ossifikation, nachdem sie das Perichondrium erreicht, auch weiter in den Knorpel hineindringt. Durch das Supraethmoid und den Vomer kann ein großer Teil des Knorpels der Ethmoidalregion knöchern ersetzt werden.

Knochen im Gebiete das Visceralskelettes.

Zu den Knochen, die sich auf Teile des Visceralskelettes auflagern, werden bei den Teleostiern auch das Praemaxillare und das Maxillare gerechnet, da die ihnen untergelagerten Knorpelstücke als Repräsentanten von Lippenknorpeln aufgefaßt werden. Im Bereiche des Palatoquadratums entstehen: Quadratum, Metapterygoid, Autopalatinum (Ersatzknochen), Ectopterygoid, Entopterygoid, Dermopalatinum (Deckknochen); im Unterkiefer bilden sich Autarticulare, Angulare, Coronale (Ersatzknochen); Dermarticulare und Dentale (ersteres Deckknochen, letzteres mit Doppelnatur). Auch im Gebiete des Hyobranchialskelettes kommen Ersatz- und Deckknochen zur Ausbildung, dazu Elemente mit Mischcharakteren. Stylohyale, Hyomandibulare, Symplecticum, Epihyale, Keratohyale, Hypohyalia, die Symbranchialia (Cupulaossifikationen), Pharyngo-, Epi, Kerato- und Hypobranchialia sind reine Ersatzknochen; Dermopharyngeum superius, Dermentoglossum, Supracopulare sind reine Deckknochen; als Compositum erscheint das Pharyngeum inferius. Die Knochen des Opercularapparates sind Deckknochen.

Knochen des Oberkieferrandes. Das Praemaxillare wird bei 16 mm langen Forellen sichtbar innerhalb eines Zellhautens jederseits vom Rostrum. Nachträglich verbindet es sich mit den selbständig entstandenen Zähnen. Durch Umwandlung des Gewebes zwischen dem Rostrumknorpel und dem Praemaxillare bildet sich ein selbständiges Knorpelstück, dem dann das Praemaxillare wie ein Deckknochen aufliegt. Der Knorpel ist bei 40 mm langen Forellen gut ausgebildet. Es liegt nahe, denselben als Repräsentanten eines vorderen oberen Lippenknorpels, wie ihn die Selachier besitzen, zu deuten, und darin eine Bestätigung der GEGENBAUR'schen Anschauung zu sehen, daß das Praemaxillare als Zahnknochen auf dem vorderen oberen Lippenknorpel entstand. Die späte ontogenetische Entstehung des Knorpels (nach dem Knochen) wäre dieser Auffassung nicht hinderlich und würde nur den Lippenknorpel als eine im Verschwinden begriffene Bildung charakterisieren. Bei anderen Teleostiern lagern sich die Praemaxillaria gegen das von SAGEMEHL als Rostrale bezeichnete Skelettstück, dessen Bedeutung unbekannt ist. Bei Cyprinoiden scheint dasselbe zu verknöchern (SAGEMEHL). Das Maxillare wird schon bei eben ausgeschlüpften Forellen angelegt gefunden. Es entsteht als Deckknochen, der sich erst nachträglich mit den Zähnen vereinigt. Das Vorderende des Knochens liegt dem Palatoquadratum eine kurze Strecke weit an, durch eine Schicht indifferenten Bindegewebes getrennt. In diesem tritt ein Spalt (Gelenkhöhle) auf, und das dem Maxillare anliegende Gewebe nimmt knorpelähnlichen Charakter an. Wie schon bemerkt, fand SAGEMEHL bei verschiedenen Teleostiern an der gleichen Stelle 1—3 Submaxillarknorpel, deren hypothetische Bedeutung bereits berührt wurde. Sie verknöchern bei Cobitididen (SAGEMEHL). Dem Maxillare angeschlossen ist das Admaxillare (Supramaxillare, Jugale), das als Deckknochen ohne Beziehung zu anderen Teilen entsteht. Bei Clupeiden u. a. sind 2 Admaxillaria vorhanden.

Im Palatoquadratum entstehen das Quadratum und das Metapterygoid als richtige Ersatzknochen des hinteren Teiles des Palatoquadratums, d. h. zunächst als perichondrale Knochenlamellen, von denen aus später die Ossifikation auch in den Knorpel eindringt (Fig. 346). Auch in die Umgebung setzt sich die Ossifikation fort. Eine am vorderen Ende des Palatoquadratums auftretende perichondrale Knochenanlage, das Autopalatinum, bleibt nicht selbständig, sondern verschmilzt mit einem Dermopalatinum frühzeitig zu dem Palatinum. Als Deckknochen am Palatoquadratum entstehen Ectopterygoid, Entopterygoid, Dermopalatinum. Die beiden Pterygoide bilden sich bei

Salmo ohne Beziehung zu Zähnen als Verknöcherungen in der zwischen dem Palatoquadratum und dem Mundhöhlenepithel gelegenen Bindegewebsschicht (Fig. 346). Das Dermopalatinum entsteht ebenfalls als richtiger Deckknochen an der Unterseite des Palatoquadratums unabhängig von Zähnen, mit denen es aber sehr bald eine Verbindung eingeht. (Beim Hecht erscheint es deutlicher als eine aus Konkrescenz von Zahncementplatten hervorgegangenen Bildung [Walther].) Später tritt auch im Perichondrium des Palatoquadratums über dem Dermopalatinum eine Knochenlamelle (Autopalatinum) auf, die aber schon bei ihrer Entstehung stellenweise mit dem Dermopalatinum verbunden erscheint. Aus der Weiterentwickelung beider Komponenten geht das Palatinum hervor, das einerseits Zähne trägt, andererseits in den Knorpel des Palatoquadratums einwächst.

Im Bereich des Unterkiefers bei Salmo kommen zur Ausbildung: Articulare, Angulare, Coronale, Dentale. Das Articulare kann als Verwachsungsprodukt eines Dermarticulare und eines Autarticulare aufgefaßt werden. Das Dermarticulare entsteht zuerst als richtiger Deckknochen, der auch einen Schleimkanal einschließt (Fig. 346); nach ihm tritt das Autarticulare auf als perichondrale Knochenscheide um den Meckel'schen Knorpel, die in der Hauptsache selbständig ist und nur an einer Stelle von vornherein mit dem Dermarticulare zusammenhängt. Später vereinen sich beide Komponenten in größerer Ausdehnung zu einem Knochen, der Deckknochen- wie Ersatzknochen-Charaktere in sich vereinigt. Durch die Verhältnisse bei Knochenganoiden (Amia, Lepidosteus), wo ein Autarticulare und ein Dermarticulare als selbständige Elemente beschrieben werden, erfährt die Auffassung des Articulare der Teleostier als eines zusammengesetzten Gebildes eine weitere Begründung. Das Angulare entsteht als perichondrale Ossifikation am Proc. retroarticularis des primordialen Unterkiefers, da, wo das Lig. mandibulo-hyoideum ansetzt, ist also ein Ersatzknochen. Das Gleiche gilt von dem Coronale, das im Perichondrium des Proc. praearticularis entsteht, sich von hier aus aber auch in die Sehne des M. adductor mandibulae fortsetzt, so einen deutlich hervortretenden Proc. coronoideus bildend. Das Dentale endlich bietet wieder die Doppelnatur, doch in besonderer Weise. Es liegt schon bei seinem ersten Auftreten mit seinem vorderen Ende perichondral, unmittelbar auf dem Meckel'schen Knorpel, während es weiter hinten von dem letzteren durch Bindegewebe getrennt wird, also Deckknochennatur zeigt. Die Deckknochennatur dokumentiert es weiterhin dadurch, daß es sich mit (selbständig entstandenen) Zähnen verbindet und einen Schleimkanal umwächst. Andererseits schreitet am Meckel-schen Knorpel im Anschluß an das vorderste Stück des Dentale die Bildung einer perichondralen Knochenlamelle, die den Knorpel einscheidet, vor, und diese verbindet sich dann mit dem über ihr gelegenen Deckknochenabschnitt des Dentale in größerer Ausdehnung. Es entsteht so wieder ein Knochen mit doppeltem Charakter, der phylogenetisch als aus einer Verwachsung des Dentale mit dem bei Knochenganoiden (Polypterus, Amia) selbständigen Mentomandibulare hervorgegangen betrachtet werden kann. Beim Hecht entsteht das Dentale durch Konkrescenz von Zahncementplättchen (Walther, Friedmann).

Im Hyalbogen entstehen mehrere perichondrale Verknöcherungen. Das Stylohyale verknöchert für sich als Os stylohyale; in den anderen Stücken treten je zwei Ossifikationen auf. Der Hyomandibularknorpel wird so in zwei durch Synchondrose verbundene Stücke zerlegt, das obere Os hyomandibulare (vom Facialis durchbohrt) und das untere Os symplecticum; das als Knorpel einheitliche Keratohyale läßt ein oberes Epihyale und ein unteres Keratohyale hervorgehen; aus dem Hypohyale gehen eine ventrale und eine dorsomediale Ossifikation hervor, beide als Ossa hypohyalia bezeichnet.

Sehr interessant gestaltet sich somit die Ontogenese des Symplecticum: das betreffende Territorium verknorpelt selbständig, verschmilzt dann mit dem Hyomandibularknorpel und erhält dann als Knochen wieder eine größere Selbständigkeit gegenüber dem Os hyomandibulare, mit dem es jedoch knorpelig verbunden bleibt. Beide Gliederungsvorgänge sind ihrem Wesen nach verschieden: die zuerst auftretende repetiert den Zustand, der bei Knorpelganoiden bleibend ist und hier eine Vermehrung der Beweglichkeit zur Folge hat; die selbständige Ossifikation dagegen bezweckt größere Festigkeit des fraglichen Skelettabschnittes, dessen freie Beweglichkeit schon durch die Verschmelzung mit dem Hyomandibularknorpel unterdrückt wurde. Folgerichtig sollte die Symplecticumossifikation einen anderen Namen erhalten als der Symplecticumknorpel der Knorpelganoiden. — Beachtung verdient auch, daß die als Epi- und Keratohyale bezeichneten Ossifikationen an einer und derselben knorpeligen Grundlage auftreten. Diese Gliederung hat somit einen ganz anderen Wert und Sinn als die der sog. Epi- und Keratobranchialia an den Kiemenbogen.

Im Gebiete des eigentlichen Branchialskelettes treten ebenfalls perichondrale und Deckknochenossifikationen auf. Die vier Stücke der 3 ersten Kiemenbogen verknöchern perichondral zu selbständigen Knochen; vom vierten gilt das Gleiche nur bezüglich des Kerato- und Epibranchiale, während das Pharyngobranchiale knorpelig bleibt (ein selbständiges Hypobranchiale ist schon embryonal der Regel nach nicht vorhanden). Auch an dem Branchiale V tritt eine selbständige perichondrale Knochenscheide auf, bleibt aber, wie gleich zu schildern, nicht selbständig. Von den Copulae erhält die erste (das Glossohyale) nur an ihrem kaudalen Ende eine perichondrale Knochenscheide (Symbranchiale I); in der Hauptsache bleibt sie knorpelig. Die zweite Copula zerfällt in drei durch Synchondrosen verbundene Knochenterritorien (Symbranchialia II, III, IV), von denen das vorderste an die Ossifikation des Glossohyale anstößt; die dritte Copula (Urohyale) bleibt knorpelig. Deckknochen entstehen im Bereich des Branchialskelettes bei Salmo an vier Stellen: am Epi- und Pharyngobranchiale des 4. Bogens, am 5. Bogen, über der ersten und über der zweiten Copula.

Am Epi- und Pharyngobranchiale des 4. Bogens tritt ein Dermopharyngeum superius als Verschmelzungsprodukt einzelner zahntragender Knochenplättchen auf; es bleibt von den Stücken des Branchiale getrennt. Ebenso entsteht ein Dermopharyngeum inferius über dem Branchiale V, scheint aber später mit dem Autopharyngeum (der perichondralen Knochenscheide am Branchiale V) zu verschmelzen (Pharyngeum inferius). Bruch findet beide Komponenten auch beim erwachsenen Lachs noch selbständig. Bei Cyprinus carpio entsteht, nach Friedmann, der Knochen auch durch Konkrescenz von Zähnen; von hier aus dringt aber dann die Ossifikation allmählich in die Tiefe, greift auf das Perichondrium über und führt zur vollkommenen Resorption des Knorpels. — Ueber dem Glossohyale bildet sich ein Deckknochen, der mit selbständig entstandenen Zähnen verschmilzt. Das so entstandene Dermentoglossum (Supralinguale) ist auch beim erwachsenen Lachs noch selbständig. Ueber der 2. Copula entsteht auch ein Deckknochen (Supracopulare), aber ohne Beziehung zu Zähnen. Er verschmilzt mit der zweiten intracopularen Ossifikation (d. h. dem Symbranchiale III), bleibt dagegen von den beiden anschließenden Synchondrosen getrennt. So findet er sich noch bei 40 mm langen Forellen; sein Verhalten beim erwachsenen Tier ist noch unbekannt. — Beim Hecht entsteht, nach Walther, das Pharyngeum superius als Deckknochen nicht an dem 4. Branchiale, sondern an der Schädelbasis (durch Zahnkonkrescenz), zugleich aber bilden sich auch noch an den 4 ersten Branchialbogen durch Konkrescenz von Zahnsockeln zahntragende Deckknochen, die selbst bei ganz alten Tieren mit den perichondralen Knochenscheiden der Branchialia nicht verwachsen waren. Man könnte sie Dermobranchialia nennen. Die Knochen des Opercularapparates und die Branchiostegalstrahlen sind Integumentalossifikationen. Das Praeoperculum besitzt Beziehungen zu einem Schleimkanal; an seinem oberen Ende bildet sich das kleine Supraoperculare (Bruch; Supratemporale, Agassiz) um die obere Fortsetzung des aus dem Praeoperculum heraustretenden Schleimkanales.

Dipnoi.

Angaben über die Entwickelung des Dipnoerschädels liegen nur sehr spärlich vor. Die wenigen vorhandenen, die von Sewertzoff und K. Fürbringer stammen, betreffen embryonale Zustände des Primordialcraniums von Ceratodus. Durch die in Aussicht gestellte ausführliche Arbeit von K. Fürbringer über die Entwickelung des Ceratodusschädels wird hoffentlich bald diese fühlbare Lücke ausgefüllt werden [1]).

Das Chondrocranium der Dipnoer besitzt dadurch ein besonderes Interesse, daß es bis auf eine kleine Partie in der Occipitalgegend und einige Teile des Hyalbogens zeitlebens knorpelig erhalten bleibt. Bei Ceratodus ist es am vollständigsten, bei Protopterus und Lepidosiren mehr reduziert. Es zeigt große Aehnlichkeit mit dem der Urodelen.

Ueber die Zustände des erwachsenen Schädels handeln Huxley, Wiedersheim und besonders Bridge, letzterer in einer sehr genauen, alle 3 Formen berücksichtigenden Monographie.

Anm. b. d. Korrektur. Die Arbeit ist mittlerweile erschienen, konnte aber nicht mehr benutzt werden. Siehe Litteraturverzeichnis.

Im Stadium 46 nach Semon (A. L. III[6], 1893) findet Sewertzoff das Primordialcranium eben angelegt und jederseits aus dem Parachordale, der orbitotemporalen Schädelseitenwand und dem Palatoquadratum bestehend. Die Parachordalia sind flache, schmale Platten, die vor der Chordaspitze untereinander zusammenhängen und sich kaudalwärts zuspitzen. Mit der Chorda zusammen bilden sie die Basalplatte. Sie repräsentieren nur die Pars otica des Parachordale; ein occipitaler Teil kommt jederseits erst später hinzu. Vorn hängt jedes Parachordale kontinuierlich mit der orbitotemporalen Schädelseitenwand zusammen, einer Knorpelplatte, deren ventraler Rand verdickt ist (Trabecula; ob diese anfangs gegenüber der dorsalen Partie der Knorpelplatte selbständig ist, oder nicht, wäre noch zu ermitteln). Getrennte Anlagen von Trabeculae und Parachordalia sind bisher nicht beobachtet. Das Palatoquadratum ist jetzt bereits mit dem Trabecularabschnitt der orbitotemporalen Schädelseitenwand verbunden, doch ist das Verbindungsgewebe noch nicht verknorpelt. Auf einem späteren Stadium (Stad. 47 nach Semon) hat sich die Occipitalregion angelegt. In den Aufbau derselben gehen 3 anfangs deutlich isoliert angelegte Wirbelbogen ein, von denen der vorderste ziemlich weit hinter der Ohrkapsel auf der Grenze des 5. und 6. metotischen Myotoms liegt. Durch den Zwischenraum zwischen dem 1. Occipitalbogen und der Ohrkapsel tritt der Vagus aus. In diesem Gebiet, also zwischen der Ohrkapsel und dem 1. Occipitalbogen ist die Anlage der Occipitalregion von vornherein kontinuierlich, aus dem Vorhandensein von 3 spino-occipitalen Nerven (K. Fürbringer) darf jedoch auf eine frühere Metamerie geschlossen werden.

Sewertzoff findet vor dem 1. Occipitalbogen nur 2 spino-occipitale Nerven und glaubt, daß sie den beiden ersten der 5 beim erwachsenen Ceratodus beobachteten entsprechen. Wäre dies richtig, so müßten hinter dem 1. Occipitalbogen noch 3 spino-occipitale Nerven folgen, deren Einschluß in das Cranium die Assimilation von ebenfalls drei weiteren Occipitalbogen (also im ganzen von vier Occipitalbogen) erforderte, wenn nicht etwa der hinterste Nerv noch von dem vor ihm liegenden Bogen aus umwachsen wird. Sewertzoff spricht sich hierüber nicht aus, und seine Schilderung bleibt damit unverständlich. Nach K. Fürbringer (1904) liegen vor dem 1. Occipitalbogen noch 3 Nerven, die (nach M. Fürbringer's Nomenklatur) x, y, z entsprechen würden; zwischen den 3 Bogen liegen dann noch die Nerven a und b, die durch Konkrescenz der Bogen untereinander und mit dem Autocranium in den Schädel eingeschlossen werden. Bei den Dipneumones ist nach K. Fürbringer der mittlere der 3 Occipitalbogen als gänzlich verkümmert zu betrachten. Im Sinne der M. Fürbringer'schen Nomenklatur repräsentiert also die Occipitalregion der Dipnoer ein auximetameres Neocranium mit 2 sekundär assimilierten Wirbeln und 2 occipito-spinalen Nerven (a, b). Der vorderste Occipitalbogen von Ceratodus entspräche dem hintersten Occipitalsegment der Selachier, die 3 vordersten spino-occipitalen Nerven von Ceratodus sind den occipitalen (x, y, z) der Selachier vergleichbar. Der vorderste kann fehlen, so daß dann im ganzen nur 4 spino-occipitale Nerven vorhanden sind (M. Fürbringer). Am vordersten Occipitalbogen sitzt bei den Dipneumones ein Skeletteil, der als Rippe (Kopfrippe) zu deuten ist, ebenso wie die dem 3. Occipitalbogen von Ceratodus ansitzende, stark ausgebildete Rippe (K. Fürbringer). Letztere liegt nach Sewertzoff bei Ceratodus im Myocomma zwischen dem 7. und 8. Myotom. Die vorderen Kopfmyotome liegen merkwürdigerweise dorsal vom parachordalen Schädelboden, da dieser nicht die Fortsetzung der Wirbelbogen (lateraler epichordaler Skelettanlagen), sondern der Basalstümpfe (lateraler hypochordaler Skelettanlagen) bildet. Die Basen der Wirbelbogen werden jederseits durch einen epichordalen Knorpelstreifen untereinander verbunden, der sich auch in den Schädel fortsetzt, so daß auf jungem Stadium sich außer dem hypochordalen Schädelboden noch ein epichordaler bildet (Sewertzoff). Wie sich diese beiden Böden weiter entwickeln, ist unbekannt. Auch die sonstige Weiterentwickelung der Occipitalregion ist noch nicht verfolgt worden. Bei den erwachsenen Dipnoern besteht in der Occipitalgegend ein Knorpeldach, in das die Seitenwände

dieser Gegend, soweit sie dem 1. Occipitalbogen entsprechen, übergehen (den Angaben von BRIDGE zufolge). Zu dem 2. und 3. Occipitalbogen gehört beim erwachsenen Schädel ein Proc. spinosus, der somit auch erst eine spätere Bildung darstellt. Die Chorda bleibt erhalten.

Die Ohrkapsel ist nach SEWERTZOFF auf Stadium 46 (SEMON) noch nicht angelegt, auf Stadium 47 vollständig verknorpelt und mit dem parachordalen Schädelboden sowie mit der orbito-temporalen Schädelseitenwand verschmolzen; ein Tectum synoticum besteht noch nicht, bildet sich aber später. Die Hinterwand der Kapsel wird von dem N. glossopharyngeus durchsetzt. In der Orbito-temporalgegend ist die Seitenwand auf dem zweiten von SEWERTZOFF untersuchten Stadium ausgedehnter geworden und wird von Oeffnungen für den Opticus und die Augenmuskelnerven durchsetzt. Zwischen ihrem Hinterrand und der Ohrkapsel bleibt eine große Oeffnung, durch die nach SEWERTZOFF der zweite und dritte Trigeminusast, sowie der erste und zweite Facialisast austreten.

Daß diese Lücke der Hauptsache nach ein Foramen prooticum darstellt, wie es bei allen anderen Wirbeltierschädeln besteht, ist klar. Wie bei den Anuren wäre mit ihr das Facialisloch verschmolzen zu denken. Die Oeffnungen für den Tr. hyomandibularis des Facialis und den R. ophthalmicus profundus trigemini schildert SEWERTZOFF als selbständig; nach seiner Darstellung wird die Abtrennung von der großen Hauptöffnung aber lediglich durch die Fortsätze des Palatoquadratums bewirkt, und so würde die exakte Schilderung dahin lauten müssen, daß am neuralen Cranium selbst nur eine große Oeffnung für den ganzen Trigeminus und Facialis besteht, diese aber durch das ihr vorgelagerte Palatoquadratum in mehrere Teile zerlegt wird. Den Abducens erwähnt SEWERTZOFF nicht besonders; da er sonst gewöhnlich basal austritt, so wäre sein Verlauf durch die orbito-temporale Schädelseitenwand, wie er nach SEWERTZOFF's allgemein gehaltener Angabe über die Augenmuskelnerven anzunehmen ist, auffallend.

In dem zweiten von SEWERTZOFF untersuchten Stadium von Ceratodus wird die orbito-temporale Schädelseitenwand in der vorderen Hälfte der Region sehr niedrig, auf die Trabecula reduziert, die medial vom Nasensack weiter nach vorn zieht und hier mit der der anderen Seite zu einem niedrigen Septum nasi zusammenfließt. Von diesem gehen dann vorn, rostral von den vorderen Nasenöffnungen, jederseits ein dorsaler und ein ventraler Fortsatz aus. Letzterer umgreift den Nasensack von vorn her, der dorsale steigt vor dem Nasensack auf und wendet sich dann etwas über ihm nach hinten. Aus ihm bildet sich wahrscheinlich das Dach der Nasenkapsel. Auf der Grenze der Orbito-temporal- und Ethmoidalregion springt von der Trabecula aus ein Fortsatz lateralwärts vor, kaudal von der hinteren Nasenöffnung. SEWERTZOFF bezeichnet ihn mit dem unzweckmäßigen, weil nichtssagenden Namen Proc. ethmoideus; BRIDGE bringt mit der Benennung Proc. antorbitalis wohl auch die richtige Homologie zum Ausdruck. Der Boden der Orbito-temporalregion wird auf diesem Stadium von einer großen Fenestra basicranialis anterior eingenommen.

Die Art, wie sich das geschilderte noch sehr einfache Gerüst der Orbito-temporal- und Ethmoidalregion zu dem ausgebildeten Zustand vervollkommnet, harrt noch der Untersuchung. Bei Ceratodus kommen kontinuierliche Seitenwände, Decke und Boden zur Ausbildung, bei Lepidosiren und Protopterus bleiben die Seitenwände niedriger, eine Decke bildet sich überhaupt nicht, am Boden bleibt eine Fen. basicran. ant. bestehen. Antorbitalfortsätze finden sich bei allen 3 Formen (WIEDERSHEIM, RÖSE, BRIDGE); bei Ceratodus verlieren sie ihren knorpeligen Zusammenhang mit den Trabekeln. Das Nasenskelett besteht bei allen 3 Dipnoern aus dem Septum nasi, mit dessen oberem Rande die Nasenkapseln zusammenhängen. Letztere werden in der Hauptsache von gebogenen, mehrfach durchbrochenen Knorpellamellen gebildet, die den dorsalen und lateralen Umfang der Nasensäcke umziehen.

Pränasale, gegen die Oberlippe vorspringende Fortsatzbildungen sind, wohl mit Unrecht, für Lippenknorpel erklärt worden. Basal findet sich lediglich ein schmales Knorpelband (Subnasalknorpel, Bridge), das als Fortsetzung der Seitenwand, quergelagert, medialwärts zum Septum zieht, mit diesem aber nur bindegewebig verbunden ist. Es zerlegt die große basale Lücke in eine vordere und hintere Hälfte, für die vordere und hintere Nasenöffnung. Dies Verhalten erinnert also schon ganz an das bei den terrestrischen Wirbeltieren (Fenestra narina, Fenestra basalis, Lamina transversalis anterior). Wie überhaupt, so ist auch in der Ethmoidalregion das Chondrocranium von Ceratodus massiver als das der beiden anderen Dipnoer; die Canales olfactorii, die sich im hinteren Teil der Region finden, und durch die das Cavum cranii mit den Nasenkapselräumen kommuniziert (Nn. olfactorii!), sind daher bei Ceratodus von besonders dicken Knorpelmassen umgeben.

Vom Visceralskelett wären zunächst Lippenknorpel zu erwähnen. Unter diesem Namen sind vielerlei Dinge beschrieben worden: am Neurocranium Teile des Nasenskelettes (Proc. antorbitalis, die quere basale Knorpelspange, die Pränasalknorpel), am Unterkiefer Fortsatzbildungen am vorderen Ende des Meckel'schen Knorpels. Alle diese verdienen jene Bezeichnung nicht. Bridge beschreibt bei Lepidosiren jederseits einen Oberlippenknorpel als selbständiges Knorpelstück vor dem Antorbitalfortsatz und homologisiert ihn einem schon von Peters bei Protopterus gefundenen Gebilde. K. Fürbringer zählt auch diesen zu den neurokranialen Skeletteilen, so daß den Dipnoern obere Lippenknorpel im Sinne der Selachier überhaupt fehlen würden. Außen vom Unterkiefer von Lepidosiren beschreibt Bridge einen kleinen selbständigen Knorpel; ob dieser etwa einem Unterlippenknorpel zu vergleichen ist, muß sich noch zeigen.

Das Palatoquadratum der Dipnoer zeigt die Amphibienähnlichkeit in mehreren Pnnkten: in der Stellung (schräg nach vorn gerichtet, wie bei den Urodelenlarven), in der Natur seiner Fortsätze (Proc. basalis, Pr. oticus, Pr. ascendens) und in der festen Verwachsung mit dem neuralen Cranium (autostyler Typus). Seine selbständige Entstehung hat Sewertzoff festgestellt, der auch den Vergleich der Fortsätze durchführte. Der Basalfortsatz entspricht der primären Anlagerung des Palatoquadratums an die Trabekel. Bridge beschreibt bei Ceratodus sogar einen Proc. pterygoideus. Der primordiale Unterkiefer ist kräftig entwickelt und bleibt zeitlebens knorpelig erhalten. Der Forsatzbildungen an seinem vorderen Ende wurde schon gedacht.

Hyalbogen. Das Vorhandensein eines kleinen Hyomandibulare bei Ceratodus, das Huxley zuerst erkannte, wird von Sewertzoff und K. Fürbringer bestätigt. Der übrige Hyalbogen zerfällt in ein großes Keratohyale und ein kleines Hypohyale. Die Hypohyalia werden durch eine kleine Copula (Basihyale, Ridewood) untereinander verbunden. Knorpelstücke, die bei allen 3 Dipnoern der Innenfläche des Operculum und des Interoperculum ansitzen, wurden als Radien des Zungenbeinbogens gedeutet (Huxley, 1876; Bridge).

Branchialbogen. Die Zahl der Kiemenbogen bei den Dipnoern beträgt 5. Auf dem jüngsten, von Sewertzoff untersuchten Stadium von Ceratodus waren erst 4 Kiemenbogen angelegt, der 5. bildet sich also zuletzt aus. Die 4 vorderen bestehen je aus 2 Stücken, einem langen ventralen Keratobranchiale und einem kleinen dorsalen Epibranchiale. Copulae waren auf den von Sewertzoff untersuchten Stadien zwischen den ventralen Enden der Kiemenbogen nicht vorhanden; beim erwachsenen Ceratodus findet sich außer der

schon erwähnten hyalen Copula noch eine zweite zwischen dieser und den ventralen Enden der Keratobranchialia I.

Bei Protopterus besteht vor der 1. Kiemenspalte, zwischen dieser und dem Hyale, eine Knorpelspange, die mittelst eines fibrösen Stranges an der Schädelbasis befestigt ist und eine halbe Kieme trägt. Nach M. FÜRBRINGER (1897) ist sie nicht konstant; manchmal besteht sie nur als Rudiment. Früher wurde sie für den 1. Kiemenbogen gehalten (— dann würde Protopterus 6 Kiemenbogen besitzen —); nach VAN WIJHE (1902) stellt sie ein Hyobranchiale dar, d. h. einen Skelettbogen, der als selbständiger Bogen hinter dem Hyalbogen anzunehmen ist (s. p. 592). Ob das von HUXLEY bei Ceratodus gefundene Knorpelstückchen wirklich das Rudiment eines 6. Bogens ist, bleibt zu ermitteln. — Beim erwachsenen Ceratodus beschreibt VAN WIJHE (1882) an den ersten 3 Branchialbogen auch Pharyngobranchialia.

Knochen.

Die Zahl der Knochen ist am Schädel der Dipnoer viel geringer als an dem der Knochenganoiden und Teleostier. Das neurale Primordialcranium bleibt zum größten Teil knorpelig; nur in der Occipitalregion tritt als Ersatzknochen das Pleuroccipitale jederseits auf, nach K. FÜRBRINGER aus der Verknöcherung des vordersten Occipitalbogens hervorgehend. (Auch der 3. Occipitalbogen verknöchert nach K. FÜRBRINGER bei Ceratodus, der zweite bleibt knorpelig.) Das Palatoquadratum bleibt völlig knorpelig. Das unpaare Frontoparietale von Protopterus und Lepidosiren, das ebenfalls unpaare Supraethmoidale, die beiden eigentümlichen, von BRIDGE den Praefrontalia der Urodelen verglichenen Knochen (Supraorbitalia Autt., dermal ectethmoids BRIDGE), endlich das Scleroparietale von Ceratodus sind Deckknochen an der Dorsalseite des neuralen Craniums. Die Orbitalknochen von Ceratodus schließen sich ihnen an. Das Squamosum scheint in der Hauptsache topographische Beziehungen zum Palatoquadratum zu haben und entspricht somit vielleicht dem Paraquadratum der Amphibien. An der Ventralfläche des Primordialcraniums kommen ein zahnloses Parasphenoid sowie jederseits ein Vomer und ein Palatopterygoid zur Ausbildung. Die beiden letztgenannten Zahnplatten sind darum von besonderem Interesse, weil sie sehr schön die Entstehung von Zahnknochen durch Verwachsung von Zähnen, im Sinne der von O. HERTWIG aufgestellten Theorie, zeigen. Das Gaumenskelett der Dipnoer verharrt auf einer Entwickelungsstufe, die von den Urodelen in ihrer Ontogenie rasch durchlaufen wird (O. HERTWIG). Die kleine Vomer-Zahnplatte liegt an der Ventralfläche des Ethmoidalskelettes und stützt sich gegen das Septum nasi, das ausgedehnte Palatopterygoid liegt mit seinem hinteren Ende dem Palatoquadratum an, mit seinem medialen Rande der Trabecula, mit seinem vorderen Ende der Nasenkapsel. (Bei Ceratodus deutet BRIDGE die der Trabekel ansitzende Knorpelleiste, der das Palatopterygoid anliegt, als Proc. pterygoideus Palatoquadrati.) Der vordere zahntragende Teil des Knochens ist dem Palatinum, der hintere unbezahnte dem Pterygoid zu vergleichen; letzterer ist schon echter Skelettknochen geworden (O. HERTWIG). Nur der aus Vomer und Pterygopalatinum gebildete innere (Gaumen-) Zahnbogen ist bei den Dipnoern vorhanden, der äußere (Kiefer-)Bogen fehlt.

Im Unterkiefer bleibt der primordiale Unterkiefer zeitlebens knorpelig erhalten, eine Ossifikation entsteht in ihm nicht.

Deckknochen sind: Operculare und Angulare; bei Ceratodus beschreibt Huxley auch noch ein Dentale. Das Operculare ist eine am inneren Umfang des Knorpels gelegene Zahnplatte. Wie am Oberkiefer, so besteht auch am Unterkiefer nur der innere (operculare) Zahnbogen, der äußere fehlt. Im Bereich des Hyobranchialskelettes treten bei Ceratodus perichondrale Knochenscheiden auf am Keratohyale und an der ersten Copula (Basihyale). Unter den Knochenscheiden bleibt der Knorpel erhalten (erstes Stadium der Ersatzknochen). Ein Operculum und ein Interoperculum (Deckknochen) kommen bei allen 3 Dipnoern zur Ausbildung; interessant ist, daß ihrer Innenfläche noch Knorpelstücke ansitzen. Es kann daraus geschlossen werden, daß die genannten Knochen als Deckknochen außen von primordialen Radien des Zungenbeinbogens entstanden.

Urodelen.

Die Kenntnis der Schädelentwickelung bei den Urodelen ist stellenweise noch lückenhaft. Namentlich gilt dies für die knöchernen Skelettteile; doch auch die Teile des Knorpelschädels sind noch nicht alle genügend in ihrer Bedeutung erkannt. Die sichersten Angaben liegen über den Schädel der Salamandriden vor, von dem ich daher ausgehe.

Bei den Salamandriden wird die Schädelentwickelung durch das Larvenleben und die darauf folgende Metamorphose sehr wesentlich beeinflußt: namentlich das Hyobranchialskelett wird zuerst in einer provisorischen Form ausgebildet, die dann bei der Metamorphose durch Zerstörungs- und Umbildungsprozesse in die definitive umgewandelt werden muß. Geringer sind die Veränderungen, die das Palatoquadratum erleidet.

I. Primordialcranium.

Die ersten Skelettteile, die bei Triton cristatus, Tr. taeniatus und Siredon pisciformis am Kopfe angelegt werden, sind die Visceralbogen; erst nach diesen erscheinen Skelettanlagen im Gebiete des neuralen Craniums (Stöhr 1879). Diese Thatsache ist darum von Interesse, weil sonst meist die Konsolidierung im Bereiche des neuralen Craniums der im Visceralskelett vorangeht. Ich beginne in der Schilderung trotzdem mit dem neuralen Cranium.

A. Neuraler Teil des Primordialcraniums.

Die verschiedenen Abschnitte des neuralen Craniums bei den oben genannten Salamandriden differenzieren sich aus dem ursprünglichen embryonalen Bildungsgewebe nicht zu gleicher Zeit und nicht in gleicher Weise; sie werden successive als gegen die Umgebung begrenzte Teile sichtbar, die einen schon vor der Verknorpelung durch die eigentümliche Anordnung und den besonderen Charakter ihrer zelligen Elemente, die anderen erst durch den Verknorpelungsprozeß. Von den am frühesten auftretenden Teilen sind schon vor der Verknorpelung jederseits abgrenzbar: 1) der Balken, 2) die Balkenplatte (Stöhr), 3) der Occipitalteil. Erst durch die Verknorpelung grenzen sich die Skelettteile der Labyrinthregion deutlich gegen die Umgebung ab. Die genannten Teile sind ursprünglich paarig vorhanden; die Balken im prächordalen, die übrigen Abschnitte im chordalen Schädelgebiet.

Die Differenzierung der neurokranialen Skelettteile nimmt der Schilderung von Stöhr zufolge im prächordalen Kopfgebiet ihren Anfang. (Auch hier besteht also ein Gegensatz gegenüber anderen Formen, z. B. den Selachiern.) Zuerst erscheinen die Schädelbalken, schon vor der knorpeligen Differenzierung erkennbar an der

dichtgedrängten Lage der Zellen, die bei Triton cristatus durch rundliche Kerne, sehr geringes Protoplasma und fast vollkommenen Mangel an Dotterplättchen ausgezeichnet sind. Die Form der Balkenanlage jeder Seite ist nur vorn die einer basal gelagerten rundlichen Spange, weiter hinten dagegen die einer hohen, aufrecht stehenden, vom N. opticus durchsetzten Lamelle, die somit von vornherein die ganze orbito-temporale Schädelseitenwand repräsentiert. Der über dem N. opticus befindliche Teil der Lamelle wird gewöhnlich als Crista trabeculae bezeichnet. Die Balkenanlage differenziert sich von vorn nach hinten und verknorpelt rasch (Triton crist. von 9,5 mm Länge). Kurz nach ihr erscheint jederseits die Balkenplatte, als paarige zu Seiten der Chordaspitze gelegene Anlage, von der Form eines rechtwinkligen Dreiecks (rechter Winkel vorn neben der Chorda), die in ihrer histologischen Differenzierung sich in einigen Punkten von dem Balken selbst unterscheidet und mit diesem auch zunächst nicht zusammenhängt. Auch die Balkenplatte verknorpelt rasch und ver-

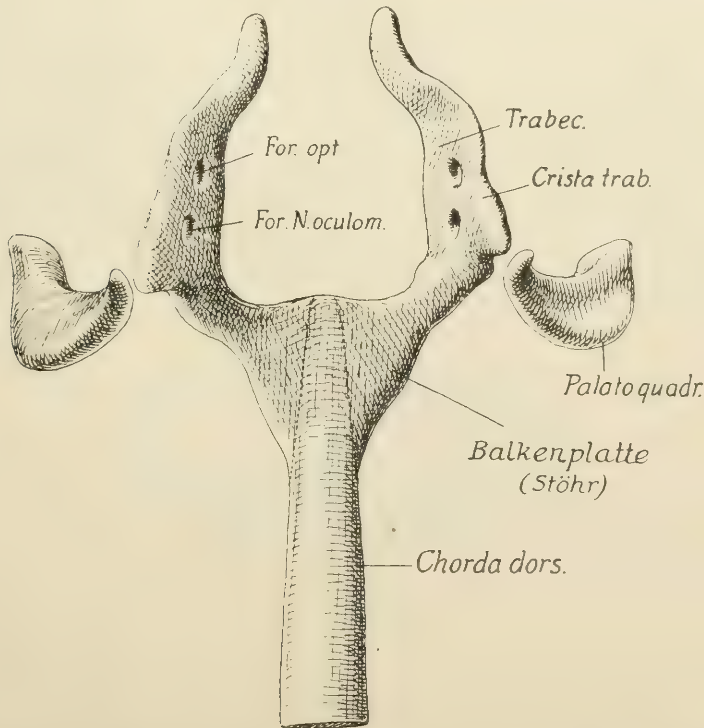


Fig. 347. Primordiales Neurocranium und Palatoquadratum eines 7,5 mm langen Siredon pisciformis. Von oben gesehen. Vergr. ca. 60mal. (Nach einem Plattenmodell von Ph. Stöhr, unter Zugrundelegung der von Fr. Ziegler hergestellten Kopie des Originalmodelles.)

schmilzt mit dem Balken (Fig. 347). Bald erfolgt auch eine Vereinigung der beiderseitigen Balkenplatten vor der Chordaspitze, sowie über oder unter der Chorda.

Bei Triton taeniatus findet die Vereinigung ventral, bei Siredon dorsal, bei Triton cristatus ventral und dorsal statt, — doch kommen auch hierin Varianten

vor. — Necturus zeigt von dem Geschilderten einige Abweichungen; die wichtigste ist die selbständige Verknorpelung der Crista trabeculae (J. Platt). Die Angabe von J. Platt, daß bei Necturus die vorderen Balkenhälften ektodermaler Herkunft seien, wird von G. Buchs zurückgewiesen.

Nicht lange nach den Balkenplatten entsteht am hintersten Abschnitt der Schädelchorda eine neue Knorpelanlage: der Occipitalteil des Schädels. Er ist paarig und gleicht anfangs durchaus einem oberen Wirbelbogen, daher Occipitalbogen (Stöhr; s. Fig. 348, Arcus occipitalis). Der Bogen entsteht in dem die elastische Chordascheide umgebenden Gewebe, oben und seitlich von der Chorda, hängt bei Siredon mit dem Myocomma zwischen dem 2. und 3. metotischen Myotom zusammen (Sewertzoff 1895) und verbreitert sich dann an seiner Basis, so daß diese, die der Chorda anliegt, als Occipitalplatte dem dünneren aufsteigenden Bogenabschnitt (Occipitalpfeiler) gegenübergestellt werden kann. Zu einer Vereinigung der beiderseitigen Occipitalplatten kommt es vorerst nicht. Endlich entsteht zu derselben Zeit selbständig die Ohrkapsel, zuerst als isolierter Knorpelherd am lateralen Umfang des lateralen Bogenganges auftretend (Fig. 348).

So besteht nun der Schädel jederseits aus drei getrennten Teilen: dem Balken mit der Balkenplatte (die beiderseitigen Balkenplatten pflegen allerdings frühzeitig vor der Chordaspitze untereinander zu verschmelzen), dem Occipitalbogen und der Ohrkapselanlage. Die etwa parallel zueinander gelagerten Balken treiben an ihren vorderen Enden laterale flache Verbreiterungen, die sich unter die Nasensäcke herunterschieben und so die erste Andeutung eines Bodens der Nasenkapseln bilden. Sie werden meistens schon als Trabekelhörner bezeichnet, obwohl sie nur Teile der Trabekelabschnitte sind, die im

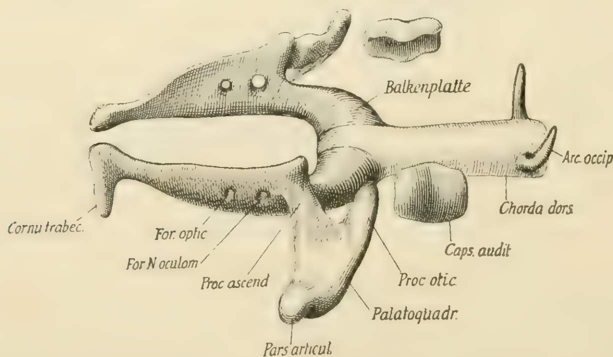


Fig. 348. Primordiales Neurocranium und Palatoquadratum eines 9 mm langen Siredon pisciformis. Von links und etwas von oben gesehen. Vergr. ca. 35mal. Wie Fig. 347, nach Stöhr.

Anschluß an Rathke mit jenem Namen belegt werden dürfen (s. später). Mit der orbito-temporalen Schädelseitenwand, vor der Ohrkapsel, setzt sich das Palatoquadratum durch den Proc. ascendens in Verbindung. Diesen Zustand des Schädels zeigt Fig. 348. Das Verhalten der Nerven kommt später zur Sprache.

Bei sehr jungen Embryonen von Siredon pisciformis konstatierte Sewertzoff (1895) die Ausdehnung der Reihe der Somite bis zur Gehörblase. Die beiden vordersten gehören dem Kopfgebiet an, auf der Grenze zwischen den Myotomen des 2. und 3. entsteht der

Occipitalbogen, mit dessen Perichondrium sich das Myocomma zwischen den beiden genannten Myotomen verbindet. Das 1. Myotom verschwindet völlig, vom 2. bleiben Reste während des ganzen Lebens bestehen; zu diesen beiden Myotomen wurden Nerven nicht nachgewiesen. Bei Necturus findet J. B. PLATT nicht 2, sondern 3 Kopfmyotome; der Occipitalbogen steht mit dem Myocomma zwischen dem 3. und 4. metotischen Myotom in Verbindung. Da die kaudale Grenze des Urodelenschädels doch wohl überall die gleiche ist, so ist das dahin zu deuten, daß bei Siredon das vorderste Myotom von Necturus nicht mehr zur Differenzierung gelangt. Auf Grund der Lagerung zwischen 2 Myotomen halten SEWERTZOFF und J. B. PLATT den Occipitalbogen der Urodelen thatsächlich nur für homodynam einem einzigen Wirbelbogen. Und zwar vergleicht ihn SEWERTZOFF dem 1. Skelettsegment der Occipitalregion bei Acanthias. Dann wäre die Occipitalregion der Selachier um mehrere vertebrale Skelettelemente länger als die der Urodelen; die ersten freien Wirbel der letzteren wären innerhalb der Occipitalregion der Selachier zu suchen. Gegen diesen an sich schon unwahrscheinlichen Schluß, der dem Schädel der Amphibien eine viel primitivere Stellung zuweist als dem der Selachier, wendet sich FÜRBRINGER unter Vertretung des Standpunktes, daß die Occipitalregion der Urodelen (und Amphibien überhaupt) einem Multiplum von spinalen Skelettsegmenten entspreche, die nur infolge weit vorgeschrittener Verkümmerung nicht mehr alle ontogenetisch zur Anlage kommen. Zu Gunsten dieser Auffassung spricht das Vorhandensein eines die Occipitalregion durchsetzenden Nerven, der zuerst von FÜRBRINGER bei Cryptobranchus, neuerdings (1901, 1904) von DRÜNER auch bei Larven von Triton und Salamandra sowie bei Menopoma gefunden wurde. Er ist als occipitaler Nerv (z) im Sinne FÜRBRINGER's zu bezeichnen und beweist, daß die Occipitalregion der Amphibien, wie immer wirbelähnlich sie sei, doch nicht einem einfachen Wirbel entspricht, sondern ein Compositum darstellt. Eine Vereinigung dieser Anschauung mit der Thatsache der Entstehung des Occipitalbogens zwischen 2 Myotomen ist durch die Annahme möglich, daß zwar der schlanke aufsteigende Occipitalpfeiler nur einem Wirbelbogen entspricht, daß aber der basale Abschnitt der Occipitalregion (die Occipitalplatte STÖHR's), der sich längs der Chorda nach vorn hinzieht, noch Material von anderen reduzierten Wirbelbogen enthält (GAUPP, 1898). Analoge Verhältnisse zeigen sich bei den Säugern. Jedenfalls ist es bei Berücksichtigung aller Verhältnisse am wahrscheinlichsten, daß die Ausdehnung des Amphibiencraniums die gleiche ist wie die des Selachiercraniums, daß also auch die Occipitalregion des Amphibiencraniums ein protometameres Neocranium im Sinne FÜRBRINGER's repräsentiert, das starke Reduktionen erlitten hat. Der einzige bisher aufgefundene occipitale Nerv würde mit z zu bezeichnen sein.

Die weitere Vervollständigung des Schädels ist für die einzelnen Abschnitte gesondert zu betrachten.

Basalplatte, Occipitalregion. Die Balkenplatte und die Occipitalplatte, die anfangs weit voneinander getrennt sind (Fig. 348), wachsen sich in der Folge einander entgegen und vereinigen sich zur Seite der Chorda. So bilden sie den Achsenteil der Basalplatte (STÖHR), der vorn (Balkenplatte) und hinten (Occipitalplatte) breit, im Gebiet des Ohrbläschens dagegen sehr schmal, im ganzen also sanduhrförmig gestaltet ist. Seinem lateralen Rande schließt sich das mesotische Gewebe (STÖHR) an, das lateralwärts in das periotische Gewebe, d. h. die Umhüllung der Ohrkapsel, übergeht. Der aus seiner Verknorpelung alsbald hervorgehende Knorpel (mesotischer Knorpel, STÖHR) verbreitert die Basalplatte, indem er sich an den schmalen Achsenteil derselben anfügt; zugleich bildet er, sich seitwärts erstreckend, den Boden der Ohrkapsel und verbindet sich mit den selbständig entstandenen Teilen der letzteren. So entsteht schließlich eine durch den ganzen chordalen Schädelabschnitt sich erstreckende breite Basalplatte, die von der Chorda dorsalis durchsetzt wird, und die jederseits in langer Linie in die Ohrkapsel übergeht.

Dem Gesagten zufolge setzt sich die Basalplatte auf jeder Seite genetisch aus 3 Abschnitten zusammen: der Balkenplatte (vorn), der Occipitalplatte (hinten) und dem mesotischen Knorpel (in der Mitte). Letzterer reicht aber nicht bis an die

Chorda selbst, sondern wird von dieser getrennt durch den schon vorher verknorpelnden parachordalen Streifen, der die Balkenplatte mit der Occipitalplatte verbindet.

Bei Necturus ist eine solche Dreiteilung der Basalplatte nicht erkennbar; hier erfolgt die Verknorpelung der zuerst vorknorpelig angelegten Platte nur von den Balkenwurzeln (vorn) und der Occipitalgegend (hinten) aus. Die Platte besitzt im Vorknorpelstadium eine größere Ausdehnung als später: die medial-vorderen, neben der Chordaspitze gelegenen Teile der Vorknorpelplatte verschwinden später wieder, so daß die Chorda frei bis zur Hypophysis verläuft (J. Platt).

Atlanto-occipitalverbindungen. Von den drei Atlanto-occipitalverbindungen bilden sich die beiden lateralen Gelenke unter Beteiligung des Occipitovertebralgewebes (Intervertebro-occipitalgewebe, Stöhr), d. h. des Gewebes, das anfangs zwischen dem Bogen des 1. Rumpfwirbels und dem hinteren Rande der Basalplatte jederseits gelegen ist. Der vordere Teil dieses Gewebes schließt sich der Basalplatte an und bildet, jederseits verknorpelnd, einen Condylus occipitalis, der hintere Teil fügt sich an die Basis des 1. Wirbelbogens und bildet die Pfanne. Die beiden lateralen Gelenke entsprechen nach Peter (1894) Bogengelenken der Wirbelsäule. — Komplizierter sind die Vorgänge bei der Bildung der medianen Verbindung, die beim erwachsenen Tier durch einen Fortsatz des 1. Wirbels, das Tuberculum interglenoidale (Processus odontoideus aut.) hergestellt wird. Es erfolgt nämlich eine Loslösung der beiden Basalplattenhälften von den Seiten des hintersten Teiles der Schädelchorda, und statt dessen tritt eine neue Vereinigung der beiden Plattenhälften ventral von der Chorda ein. Sie mag als hypochordale Kommissur bezeichnet werden. Bei der nun innerhalb des 1. Wirbels erfolgenden Verknorpelung der Chorda setzt sich der Verknorpelungsprozeß in das hintere aus der Basalplatte herausgeschälte Stück der Schädelchorda fort, das so die erste Grundlage des Tuberculum interglenoidale bildet. Später verschwindet aber dieser Teil der Chorda wieder spurlos: das definitive Tuberculum bildet sich nur um sie herum aus dem die Chordascheide umgebenden Gewebe. Anfangs knorpelig, verknöchert es später, und vom Knorpel bleibt nur ein Rest als Gelenküberzug vorhanden. Der Fortsatz bewegt sich in einer Rinne der Basalplatte, auf der hypochordalen Kommissur zwischen beiden Occipitalplatten, die auch beim erwachsenen Tier als mediane Synchondrose zwischen beiden Pleuroccipitalia erhalten bleibt. Bänder an der Spitze und an den Seiten befestigen den Fortsatz an der Basis des Schädels.

Schicksal der Chorda dorsalis und der Basalplatte. Das weitere Schicksal der Chorda dorsalis innerhalb des Schädels gestaltet sich bei Triton taeniatus (nach eigenen Untersuchungen) folgendermaßen. Ein vorderes, nicht sehr großes Stück der Chorda wird, wie erwähnt, dorsal von Knorpel bedeckt, indem die beiden Basalplattenhälften sich über ihm vereinigen (bei anderen Urodelen erfolgt diese Vereinigung ventral von der Chorda, s. o.); der hinterste Abschnitt wird aus der Basalplatte in schon geschilderter Weise herausgeschält und zur Grundlage des Tuberculum interglenoidale; der mittlere, längste Abschnitt bleibt dorsal wie ventral unbedeckt von Knorpel. Im Laufe der weiteren Entwickelung geht schließlich die ganze Schädelchorda spurlos zu Grunde. Doch macht sie vorher noch einige erwähnenswerte Veränderungen durch. Ihr vorderster Abschnitt verknorpelt selbständig. Man findet also ein Stadium (Triton taeniatus von 2 cm Länge), auf dem das vorderste Chordastück einen Knorpelstab darstellt, der zwischen den beiden knorpeligen Basalplattenhälften, bei Triton taeniatus ventralwärts verschoben, gelagert ist. Ganz vorn nimmt der Knorpel in der That den ganzen Chordaquerschnitt ein, weiter hinten beschränkt er sich auf die ventrale Hälfte des Querschnittes. Der mittlere Teil der Schädelchorda verknorpelt nie. Uebrigens kommen auch betreffs des vorderen Endes Abweichungen von dem eben Geschilderten vor.

Auch die knorpelige Basalplatte geht bei Triton taeniatus in größter Ausdehnung zu Grunde. Dies geschieht in der Weise, daß zunächst die jederseits an die Chorda anstoßenden mittleren Partieen beider Basalplattenhälften zerstört werden. So entsteht zunächst eine große Fenestra basi-cranialis posterior im chordalen Schädelgebiet, die von der Chorda dorsalis durchsetzt wird. Vorn wird sie durch eine hinter der Hypophyse stehen bleibende quere Knorpelspange (Crista retrosellaris), in der das vorderste verknorpelte Chordaende steckt, von der zwischen den Balken gelagerten vorderen basi-kranialen Fontanelle getrennt, hinten erhält sie einen Abschluß durch die hypochordale Kommissur der Occipitalregion, lateralwärts dehnt sie sich bis nahe an die Ohrkapsel aus.[1] Durch Schwund der Crista mit der eingeschlossenen Chorda (bei Triton cristatus bleibt nach Stöhr ein Rest der Crista auch beim Erwachsenen knorpelig) fließen die vordere und die hintere basi-kraniale Fontanelle zu einer großen rechteckigen Lücke, Fenestra basi-cranialis communis zusammen, die hinten durch die hypochordale Kommissur, vorn erst durch die Inter-

nasalplatte (s. Orbito-temporalregion) begrenzt wird, und in deren hinterem Teil die Chorda zu Grunde geht. Sie wird durch das Parasphenoid geschlossen und bleibt beim erwachsenen Tier bestehen; ebenso bleibt bei diesem ein Rest der hypochordalen Kommissur knorpelig zwischen beiden Pleurooccipitalia am ventralen Umfang des For. occipitale magnum erhalten.

Ohrkapsel. Die erste zur Bildung der Ohrkapsel führende Verknorpelung beginnt am lateralen Umfang des lateralen Bogenganges; wo zunächst ein kleines ovales Knorpelplättchen entsteht (Fig. 348). Bei Triton taeniatus finde ich außerdem noch ein besonderes Knorpelzentrum am dorsalen Umfang des vorderen Bogenganges. Von diesen beiden Zentren aus erfolgt die knorpelige Umschließung des Labyrinthes an seinem lateralen, dorsalen, vorderen und hinteren Umfang. Die mediale Wand bleibt längere Zeit unverknorpelt: nur von vorn und hinten her setzt sich die Knorpelbildung etwas auf sie fort, während in der Hauptsache eine größere mediale Lücke bestehen bleibt. Die Bildung des Bodens der Kapsel erfolgt von dem mesotischen Knorpel aus, der sich lateralwärts ausbreitet und mit dem vom lateralen Umfang her kommenden periotischen Knorpel verschmilzt. Zwischen beiden Knorpelarten besteht anfangs auch am Boden eine große, nur häutig geschlossene Lücke, die primäre Fenestra vestibuli, die mit fortschreitender Knorpelbildung immer mehr eingeengt wird zu der definitiven Fenestra vestibuli, in der sich später das Operculum bildet. Der Uebergang des Bodens in die hintere Kuppel erfolgt vor dem Glossopharyngeus und Vagus, der in die vordere Kuppel vor dem Facialis. Letzterer wird also bei Triton in die Ohrkapsel eingeschlossen; er betritt sie anfangs durch die große Lücke der medialen Wand und verläßt sie wieder durch zwei Foramina, die an ihrem Boden vor der Fenestra vestibuli ausgespart bleiben.

Bei Necturus liegen die Dinge etwas anders: hier verbindet sich die vordere Kuppel der Ohrkapsel nach ihrer Verknorpelung dicht hinter dem Abgang des N. hyomandibularis vom Facialisganglion mit der Basalplatte, und der Facialis bleibt so außerhalb der Kapsel. Später entsteht noch eine neue Verbindung der Kapsel und der Basalplatte vor dem Facialis, zwischen ihm und dem Trigeminus (präfaciale basicapsuläre Kommissur), so daß dann der Facialis unterhalb der vorderen Ohrkapselkuppel durch einen kurzen Kanal aus der Schädelhöhle heraustritt. Die hintere basicapsuläre Kommissur findet sich, wie bei Triton, vor dem Glossopharyngeus und Vagus (J. B. Platt).

Die große Lücke der medialen Wand, die anfangs bestehen bleibt, wird hauptsächlich durch Herabwachsen des periotischen Knorpels vom dorsalen Kapselrande aus, zum Teil aber auch durch Emporwachsen des mesotischen Knorpels in mehrere Oeffnungen zerlegt: für den Ductus endolymphaticus (For. endolymphaticum), den N. facialis (For. faciale), den N. acusticus (For. acusticum; bei manchen Formen sind mehrere vorhanden) und den Ductus perilymphaticus (For. perilymphaticum). Die Bildung des Operculums in der definitiven Fen. vestibuli kommt später zur Sprache; von den beiden Austrittsöffnungen des Facialis am Boden der Ohrkapsel dient die mediale dem N. palatinus, die laterale dem Stamm des Hyomandibularis. Vor diesen Oeffnungen verschmilzt der Proc. basalis Palatoquadrati mit dem Ohrkapselboden. Im Innern der Ohrkapsel bilden sich knorpelige Leisten (Septa semicircularia), durch welche die für die Bogengänge bestimmten Räume von dem gemeinsamen Hauptraum der Ohrkapsel wenigstens auf einer Strecke ihres Verlaufes abgetrennt werden.

Bei 2 cm langen Larven von Triton taeniatus finde ich nur ein Septum semic. anterius und ein Septum laterale, dagegen kein Septum posterius. Ebenso fehlt bei

einem 82 mm langen Siredon pisciformis das Septum post., während die beiden anderen vorhanden sind. Dem letzteren Befund entspricht die Schilderung des ausgebildeten Zustandes durch Hasse (1873). Bei einem viel jüngeren Siredon war ein hinteres Septum, wenn auch schwach entwickelt, vorhanden. Der Innenraum der Ohrkapsel wird also in ein Cavum vestibulare commune und mindestens zwei Cava semicircularia zerlegt. Weitere Untersuchungen sind abzuwarten.

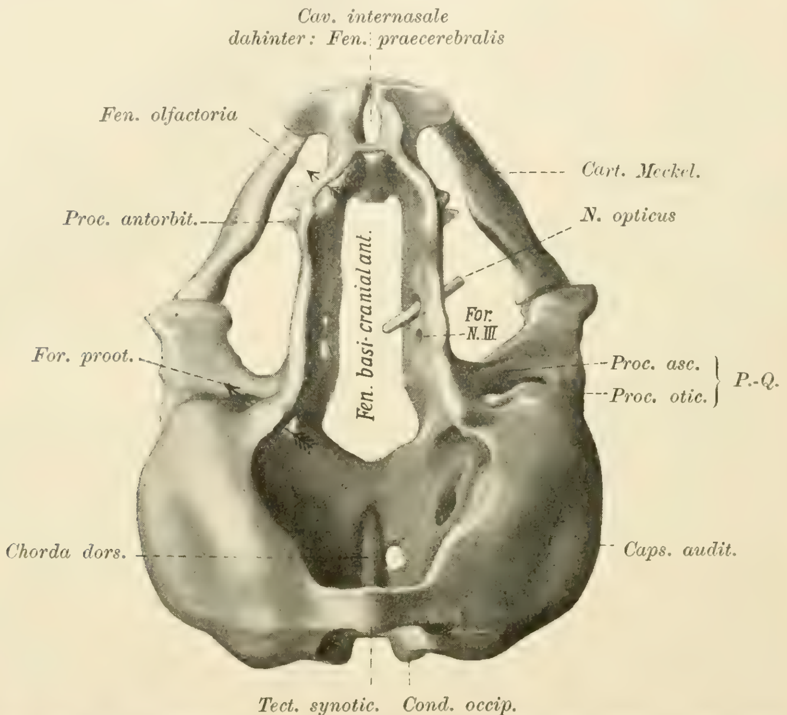


Fig. 349. Primordiales Neurocranium und Kieferbogen einer 2 cm langen Larve von Triton taeniatus. Nach einem eigenen Original-Plattenmodell (bisher nicht veröffentlicht). Das Modell ist bei 50facher Vergrößerung hergestellt, die Abbildung auf die Hälfte verkleinert, giebt somit die wirklichen Verhältnisse in 25-facher Vergrößerung wieder. (Die Lücke in der Basalplatte neben der Chorda dorsalis zeigt den beginnenden Verfall der Basalplatte an.)

Durch die Verbindung der vorderen Ohrkapselkuppel mit der oberen Hälfte des Hinterrandes der orbito-temporalen Schädelseitenwand wird das Ganglion trigemini in ein Foramen (Foramen prooticum) eingeschlossen, durch das (außer dem Trigeminus) auch der N. abducens hindurchtritt. In ähnlicher Weise verschmilzt hinten das obere Ende des Occipitalpfeilers mit der hinteren Ohrkapselkuppel, wodurch ein allseitig knorpelig umrandetes Foramen für die Vagusgruppe (Foramen metoticum oder Foramen jugulare) formiert wird. Schließlich erfolgt noch eine Verknorpelung des Gewebes, das zwischen den hinteren Dritteln beider Ohrkapseln an der Decke der Schädelhöhle gelagert ist. So entsteht hier ein beide Ohrkapseln verbindendes, in longitudinaler Richtung schmales, knorpeliges Schädeldach, Tectum synoticum.

Bei Necturus verknorpelt dasselbe von zwei selbständigen Centren aus; J. Platt rechnet es hier zu den Occipitalbogen und nennt es nach meinem Vorschlag Tectum

interoccipitale. Ich halte die Zugehörigkeit zu dem Occipitalbogen nicht für erwiesen.

Verhalten des Facialis. Von Interesse und Bedeutung ist das Verhalten des N. facialis der Urodelen zur Ohrkapsel, auf das ich (1893) aufmerksam machte. Bei manchen Urodelen (Siredon, Necturus, Amphiuma) tritt der Facialis durch einen besonderen kurzen Kanal des Knorpelschädels aus dem Cavum cranii heraus. Dieser Kanal erhält sein Dach von dem ventralen Umfang des vorderen Teiles der Ohrkapsel, seinen Boden von einer lateralen Verbreiterung der Basalplatte,

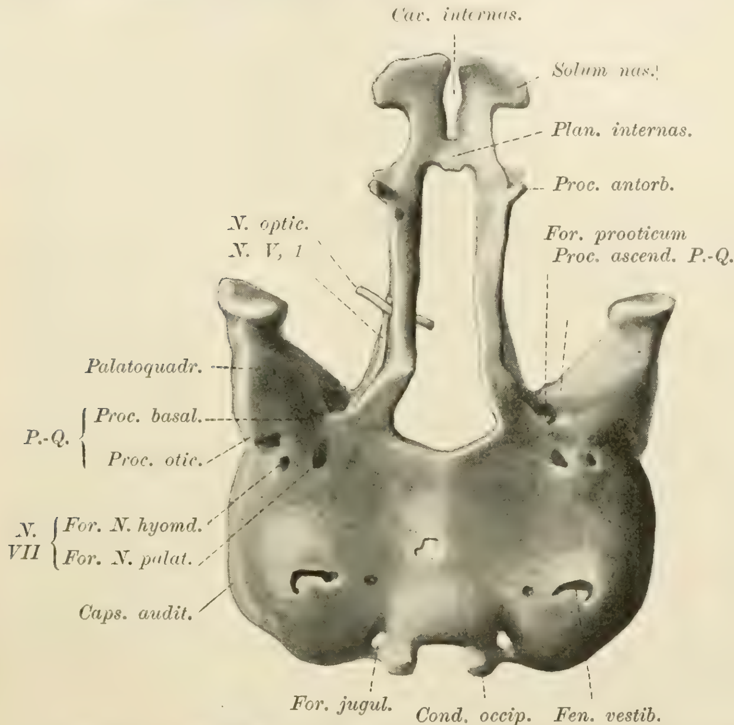


Fig. 350. Dasselbe Modell wie Fig. 349; in Ventralansicht, ohne den Meckelschen Knorpel.

seinen Vorderrand durch eine Verbindung der Basalplatte mit der vorderen Ohrkapselkuppel (der präfacialen Commissur). Bei anderen Formen (Triton, Salamandra) kommt das Dach dieses Facialiskanales nicht zur Verknorpelung, und so zieht der Nerv durch den Raum der knorpeligen Ohrkapsel hindurch. Ich habe seiner Zeit den Zustand, wie ihn Siredon, Necturus, Amphiuma zeigen (geschlossener Facialiskanal) als den ursprünglicheren aufgefaßt, von dem der bei Triton und Salamandra als durch Schwund der Knorpeldecke des Kanals entstanden abzuleiten ist. Die allgemeine Stellung der in Betracht kommenden Formen zueinander spricht dafür, außerdem der Umstand, daß bei Triton später der Facialiskanal noch eine knöcherne Decke gegen den Ohrkapselraum hin erhält: es erscheint somit nur die provisorische Verknorpelung dieser Decke unterdrückt. Andererseits ist daran zu erinnern, daß auch bei Petromyzon der Facialis durch die Ohrkapsel verläuft, und daß dies doch vielleicht ein primitiveres, aus der Zusammengehörigkeit des Fascialis und Acusticus ableitbares, Verhalten darstellt. Doch glaube ich nicht, daß auch der Zustand der Triton- und Salamanderlarve in gleichem Sinne als primitiv zu betrachten ist. Wie dem auch sei, jedenfalls ist die larvale Ohrkapsel von Triton nicht ganz gleichwertig der Ohrkapsel etwa von Necturus: mit der ersteren ist ein Facialiskanal vereinigt, der von der letzteren abgetrennt ist.

Columella auris. Bei den Urodelen findet sich zum ersten Male in der Wirbeltierreihe eine Fenestra vestibuli in der lateral-

ventralen Ohrkapselwand und eine Columella auris (s. p. 583). Letztere wird repräsentiert durch eine knorpelige oder knöcherne Platte (Operculum), die die Fenestra vestibuli verschließt, und der sich noch ein kleiner Stiel (Stilus), kontinuierlich mit der Platte verbunden, anfügen kann.

Wie Stöhr zuerst betont hat und seitdem allgemein anerkannt ist, bleibt bei der Verknorpelung der Ohrkapsel von vornherein am lateral-ventralen Umfang derselben eine anfangs weite, später sich mehr verengende Lücke, die nur von einem zellig-faserigen Gewebe, dem Operculargewebe, verschlossen wird. Die Lücke ist die oben erwähnte Fenestra vestibuli; ihre ventral-mediale Begrenzung kommt durch den lateralen Rand des mesotischen Knorpels zu stande. Erst wesentlich später bildet sich außen auf dem Verschlußgewebe das knorpelige Operculum. Es steht nach Stöhr bei Triton (T. crist. und taen.) anfangs in knorpeliger Verbindung mit dem vorderen Rand der Fenestra, wächst gewissermaßen als Fortsatz desselben nach hinten und schnürt sich dann ab. Bei Siredon ist nach Stöhr das gleiche der Fall, während Witebsky hier den knorpeligen Zusammenhang mit dem Fensterrande leugnet; bei Necturus ist die Verknorpelung des Operculum selbständig (J. Platt). Bei Triton entwickelt sich nur das Operculum; bei anderen Urodelen bildet sich im Anschluß an letzteres noch ein Stilus operculi aus, der in verschiedener Weise mit dem Suspensorialapparat des Unterkiefers verbunden ist. Bei Siredon (Witebsky), Desmognathus fusca und Spelerpes bilineatus (Kingsbury) entsteht derselbe so, daß embryonal im Anschluß an das Operculum ein Zellstrang auftritt, der sich nach vorn bis an das Paraquadratum (Spelerpes) oder bis zum Palatoquadratum (Siredon) oder bis zu beiden (Desmognathus) ausdehnt und eine Strecke weit vom Operculum aus verknorpelt. Sein vorderer Teil wird zu einem Bande, Lig. suspensorio-columellare. Bei Desmognathus erscheint die Verknorpelung des Stieles mehr selbständig. — Bei Siredon wird in späteren Stadien auch eine Verbindung des Stieles mit dem oberen Ende des Hyalbogens durch dichtes Gewebe erkennbar.

Ein ursprünglicher genetischer Zusammenhang des Operculums oder seines Stieles mit dem Hyalbogen ist bisher bei keiner Urodele und von keinem Untersucher beobachtet worden.

Die zwischen der Columella und dem Suspensorialapparat des Unterkiefers sich ausbildende Verbindung kann sehr verschiedene Formen zeigen. Mehrfach schließt sich an das Operculum oder den Stiel desselben ein Ligament an, das mit seinem vorderen Ende an dem Os paraquadratum oder an dem Quadratum selbst oder an beiden befestigt ist. Bei Necturus geht dieses Lig. suspensorio-columellare anfangs direkt aus dem Operculum hervor, verknöchert aber dann im Anschluß an das letztere eine Strecke weit; nur der Rest bleibt als Band erhalten und geht in das Os paraquadratum über. Bei Amphiuma legt sich der knorpelige Stiel des Operculums selbst mit seinem vorderen Ende an einen Fortsatz (Proc. columellaris) an, der vom Hinterrande des Palatoquadratums nach hinten vorspringt. Weitere Formen siehe bei Wiedersheim (1877). Die Vergleichbarkeit der verschiedenen suspensorio-columellaren Brücken stößt auf Schwierigkeit besonders wegen des Verhaltens zu dem hinteren Hauptast des N. facialis. Die oft citierte Angabe von Wiedersheim, daß der Nerv bei allen Urodelen ohne Ausnahme über diese Brücke hinweglaufe, ist irrig; vielmehr scheint der Verlauf der Nerven ventral von der fraglichen Brücke das häufigere zu sein. Letzteres findet sich bei Amphiuma (Hay 1890, auf Grund eines von Prof. Norris hergestellten Modelles kann ich diese Angabe bestätigen), Siredon (Hasse 1873, Parker 1877) und zahlreichen anderen Urodelen (Proteus, Desmognathus fusca, Spelerpes bilineatus (nach soeben veröffentlichten Untersuchungen von Kingsbury); der Verlauf des R. jugularis facialis über die erwähnte Verbindung findet sich bei Necturus (Huxley) und Proteus (Drüner, Kingsbury).

Es sind somit wohl 2 verschiedene suspensorio-columellare Brücken auseinander zu halten, eine über und eine unter dem Facialis (GAUPP 1899).

Zur Litteratur und Auffassung des Operculum. Das Operculum der Urodelen ist von den meisten Autoren, die sich mit ihm beschäftigt haben, für einen losgelösten Teil der Ohrkapsel gehalten worden. So faßte es HUSCHKE (1824) beim Salamander auf, REICHERT (1838) bei Triton. Eingehender hat SEMMER (1872) seine Genese untersuchen wollen, doch ist derselbe in einen ähnlichen Irrtum verfallen wie vor ihm (1831) WINDISCHMAN: er hat eine nicht verknöchernde Knorpelpartie des Ohrkapselbodens zwischen Prooticum und Pleuroccipitale für das Operculum genommen. Somit sind WIEDERSHEIM und PARKER (1877) die ersten, die wirklich die Bildung des Operculum bei den Urodelen verfolgt haben. WIEDERSHEIM legt besonders Wert darauf, daß es ihm in keinem Entwickelungsstadium von Triton alpestris und Amblystoma gelungen ist, Beziehungen zwischen dem oberen Ende des Hyalbogens und der Labyrinthwand nachzuweisen, und schildert dann die Entstehung des Operculums so, daß letzteres durch eine cirkuläre Verdünnung der bereits allseitig geschlossenen knorpeligen Ohrkapselwandung sekundär wieder herausgeschnürt werde — „ein deutlicher Beweis, daß das Operculum der Urodelen ontogenetisch nicht vom Kiemenapparat, sondern von der Gehörkapsel selbst herzuleiten ist". Trotzdem hält WIEDERSHEIM die Columella phylogenetisch für ein Differenzierungsprodukt des Hyalbogens. Nach PARKER bildet sich erst die Fenestra vestibuli als eine Spalte in der bereits geschlossenen knorpeligen Labyrinthwand, und dann erst wächst aus dem inneren Rande dieser Spalte wie ein Deckel das Operculum hervor, bleibt zunächst in knorpeliger Verbindung mit dem medialen Fensterrand und schnürt sich dann erst ab. Zu einer gründlichen Bearbeitung kam die Frage erst durch STÖHR (1879), dessen Darstellung ich oben im wesentlichen gefolgt bin. Auch STÖHR betont, daß das Operculum als ein Teil der knorpeligen Ohrkapsel entsteht, aber genetisch in keiner Beziehung steht zu dem Hyalbogen. Sachlich zu dem gleichen Resultat kommt auch WITEBSKY (bei Siredon); doch lautet WITEBSKY's Schlußfolgerung gerade entgegengesetzt, nämlich dahin, daß das Operculum samt seinem Stiel sich vom Visceralskelett und zwar vom oberen Abschnitt des Zungenbeinbogens herleite. Die hyale Natur der Ohrcolumella der Urodelen wird auch von J. B. PLATT wenigstens als wahrscheinlich hingestellt (s. auch p. 605 u. ff).

Orbito-temporalregion. Im Bereiche der Orbito-temporalregion kommt das Chondrocranium der Urodelen nur zu geringer Entwickelung: der Zustand, den Fig. 349 zeigt, erfährt keine nennenswerte Weiterbildung. Ein knorpeliger Boden bildet sich in der Orbito-temporalregion selbst nicht aus; hier bleibt die große Fenestra basicranialis anterior bestehen, die hinten durch die Basalplatte, vorn durch die der Ethmoidalregion angehörige Internasalplatte begrenzt wird (Fig 349). Sie fließt später mit der Fen. bcr. posterior zusammen (s. o.). Da auch ein Dach nicht zur Ausbildung kommt, so repräsentieren nur die beiden Seitenwände des Cavum cranii das Primordialskelett in der Orbito-temporalregion. Vor der Ohrkapsel verschmilzt der Proc. ascendens Palatoquadrati mit dem oberen Teil der Seitenwand.

Beide Seitenwände ziehen, wie vorher, etwa parallel von hinten nach vorn, das Cavum cerebrale cranii besitzt also in der ganzen Orbito-temporalregion bis nach vorn die gleiche Weite: das Cranium ist platybasisch. — Die Seitenwand wird von 2 Foramina durchsetzt, dem vorderen For. opticum (für den Opticus und ein Gefäß), und dem hinteren For. oculomotorium (für den Oculomotorius und ebenfalls ein Gefäß). Der N. trochlearis zieht über die dorsale Kante der Wand nach außen; der gesamte Trigeminus nebst dem Abducens passiert durch das For. prooticum.

Ethmoidalregion. Mannigfache Verschiedenheiten bietet die Ausbildung des Ethmoidalskelettes bei den Urodelen, und gerade hier ist unsere Kenntnis der Onto- und Phylogenese noch recht mangelhaft. Die sichersten Angaben bezüglich der Ontogenese lassen sich auch hier für Triton machen; ich halte mich dabei an BORN und an eigene Untersuchungen.

Die Geruchssäcke liegen bei den Salamandriden anfangs neben dem vorderen Ende des Gehirnes, also sehr stark seitlich. Noch bei 17 mm langen Larven von

Trit. taen. geht ein Querschnitt, der den Vorderrand der Choane schneidet, etwa durch das vordere Ende des Lobus olfactorius. Später findet eine Verschiebung in der Weise statt, daß der Hinterrand der Choane ungefähr mit dem Vorderrand der Lobi olfactorii zusammenfällt. Die laterale Lage der Nasensäcke bleibt aber erhalten; zu jeder Zeit werden (bei Triton und den meisten Salamandriden) die Innenwände derselben durch einen Internasalraum getrennt. In diesen erstreckt sich dem Gesagten zufolge das Gehirn anfangs hinein, später zieht es sich daraus zurück.

Die beiden Trabekel, die anfangs in ganzer Ausdehnung weit voneinander getrennt sind, setzen sich im Verlaufe der weiteren Entwickelung vorn durch eine Internasalplatte in Verbindung, die selbständig verknorpelt. Erst hierdurch werden die vordersten Abschnitte der Trabekel als Trabekelhörner (Cornua trabecularum) abgegrenzt. Ein jedes Trabekelhorn liegt am medial-ventralen Umfang des Nasensackes seiner Seite (auf der Grenze gegen den Internasalraum) und trägt vorn die schon vorher aufgetretene und auch meist schon als Trabekelhorn bezeichnete basale Platte, die lateralwärts unter den Nasensack sich vorschiebt. Am lateralen Umfang jeder Trabekel entsteht auf der Grenze zwischen Orbito-temporal- und Ethmoidalregion (bei Triton taen. von ca. 16 mm Länge) der Proc. antorbitalis, der die Choane von hinten her begrenzt (Fig. 349, 350, 354). Im Anschluß an dieses erste primitive Gerüst erfolgt dann die weitere Umschließung eines jeden Nasensackes, indem das perirhinische Spindelzellengewebe sich in Knorpel umwandelt. Im Anschluß an das Trabekelhorn entsteht bei Triton eine vollständige Innenwand für einen jeden Nasensack; es bilden sich ferner ein vorderer kuppelförmiger Abschluß (Cartilago cupularis), verschiedene Spangen am Boden und an der Seite und ausgedehntere Knorpelpartieen an der Decke und am hinteren Umfang. Der Internasalraum wird hinten auf eine kurze Strecke knorpelig überbrückt, doch kommt es bei Triton nicht zu einem Abschluß gegen das Cavum cranii. Das vorderste Ende des Trabekelhornes, das sich schon frühzeitig gegen das Os praemaxillare stützt, springt später als besonderer Fortsatz vor: Cartilago praenasalis inferior lateralis.

Die Fig. 349 und 350 lassen einiges aus dem Gange der Verknorpelung genauer erkennen. Jedes Trabekelhorn hat sich zu einer noch wenig ausgedehnten Innenwand der Nasenhöhle erhoben; der obere Rand dieser Innenwand ist durch eine Knorpelbrücke mit dem oberen Rande der orbitalen Schädelseitenwand verbunden. So wird die große Fenestra olfactoria begrenzt, deren Ebene vertikal steht und nach vorn außen blickt. Entsprechend dem hinteren Umfange des Foramens beginnt die Deckenbildung über dem hintersten Teile des Nasensackes, während entsprechend dem vorderen Umfang des Foramens sich die dorsale Knorpelbrücke zwischen den Innenwänden beider Nasenkapseln gebildet hat, unter der die Fenestra praecerebralis aus dem Cavum cranii in das Cavum internasale führt. —

Ueber die Konfiguration der Nasenkapsel von Triton taeniatus nach der Metamorphose orientieren die Fig. 351—353. Die Fenestra olfactoria ist nach wie vor sehr groß, ihre Ebene steht vertikal und fast sagittal; davor findet sich eine ausgedehnte Innenwand, die vorn in die vordere Kuppel übergeht. Diese wird an der Basis durch ein großes Foramen apicale durchbrochen, durch das der N. medialis nasi (N. V) heraustritt. Unter ihm springt die Cart. praenasalis inferior lateralis vor. Hinten besteht eine kontinuierliche Hinterwand (Planum antorbitale), die hauptsächlich durch Herabwachsen der Decke entstanden ist (vergl. Fig. 349 u. 354); das Foramen orbito-nasale mediale, durch das der N. medialis nasi, der Hauptast des N. ethmoidalis, aus der Orbita in die Nasenkapsel tritt, bezeichnet die obere Grenze des ursprünglichen Processus antorbitalis. Durch eine laterale kleinere Oeffnung (For. orbito-nasale laterale) tritt der N. lateralis nasi in die Nasenkapsel ein. Außer den kleineren Nervenöffnungen sind in jeder Nasenkapsel 4 größere Fenster vorhanden: die Fenestra dorsalis an der Decke, die Fenestra basalis (choanalis) am Boden, und

zwei in der Seitenwand, eine vordere Fenestra narina (F. rostrolateralis, BRUNER 1901) und eine hintere Fenestra infraconchalis (GAUPP 1901). Die Fenestra dorsalis wird von der Fen. narina durch eine schmale Knorpelspange (Cart.

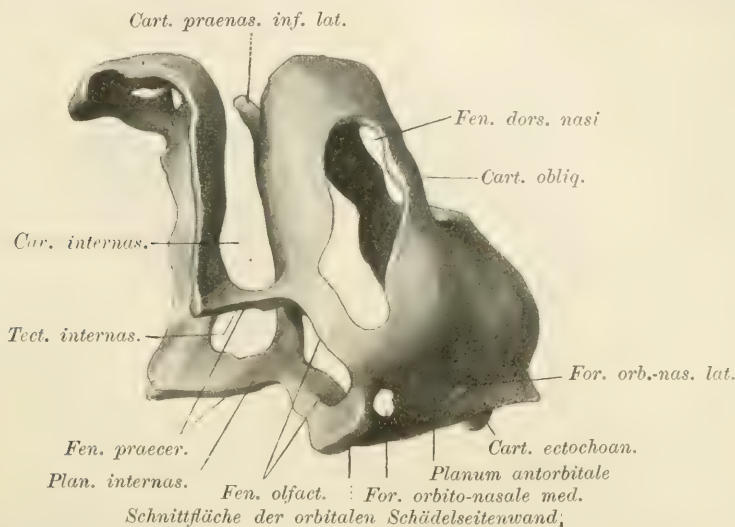
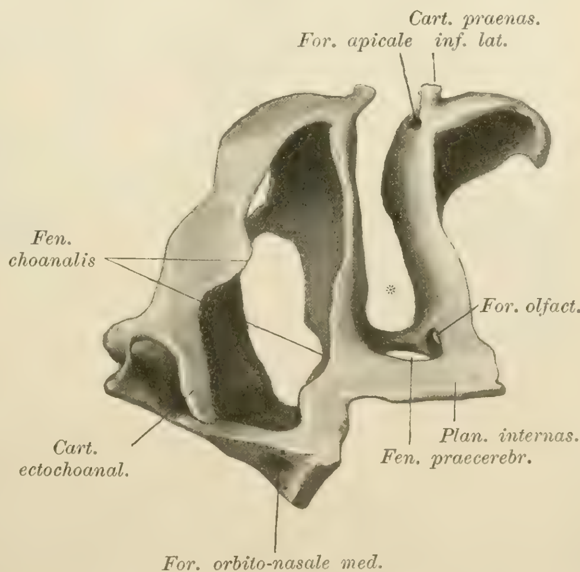


Fig. 351. Rechte Nasenkapsel, nebst einem Teil der linken, von Triton taeniatus (völlig umgewandelses Tier von 34 mm Länge). Nach einem bei 50facher Vergrößerung hergestellten eigenen Plattenmodell (bisher nicht veröffentlicht). Ansicht von oben; $^3/_4$ der Größe des Modelles.

Fig. 352. Dasselbe Modell wie Fig. 351, Ventralansicht.



obliqua) getrennt, die hinten in das breitere Planum conchale (mit der Impressio conchalis) übergeht. Letzteres geht einerseits nach hinten hin in die Decke des hinteren Nasenkapselabschnittes über und hängt andererseits mit einem basalen Knorpelband zusammen, das von der vorderen Kuppel aus beginnt, dann nach hinten zieht (dabei die Fenestra narina und die Fen. infraconchalis ventral begrenzend) und hinten einerseits in die laterale Ecke des Planum antorbitale übergeht, andererseits einen frei vorspringenden Fortsatz nach hinten sendet. Durch die Verbindung dieses Knorpelbandes mit dem Planum antorbitale kommt der hintere Abschluß der Fenestra infraconchalis zu stande. Die Fenestra narina, die in dem vorderen, weniger ausgedehnten Teil der Nasenkapsel liegt, wird von der Apertura nasalis externa sowie von dem Ductus nasolacrimalis und der Gl. nasalis ext. zum Durchtritt benutzt, während durch die Fenestra infraconchalis, die im hinteren,

breiteren Abschnitt der Nasenkapsel liegt, sich der untere Blindsack der Nasenhöhle und die seitliche Nasenrinne etwas herausdrängen. Auf dem Planum conchale das sich etwas gegen den Raum der Nasenhöhle einbuchtet (Muscheleinbiegung, Impressio conchalis) liegen die Glandula nas. ext. und der Thränennasengang.

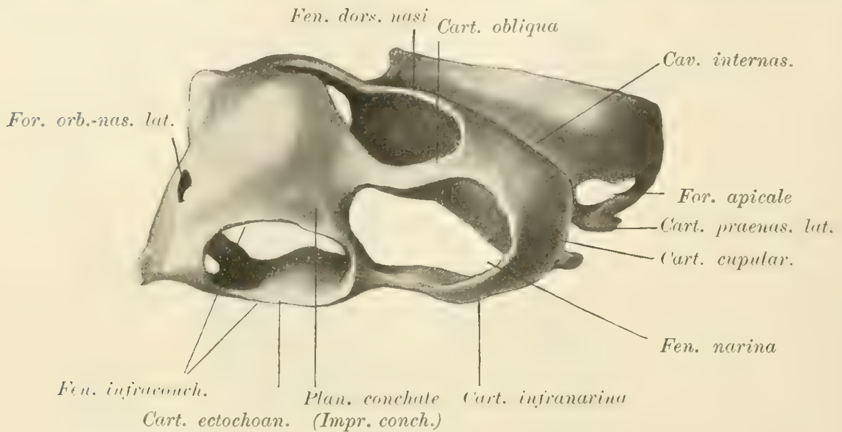


Fig. 353. Dasselbe Modell wie Fig. 351, Lateralansicht.

Im Bereich der sehr ausgedehnten Fenestra basalis öffnet sich hinten die Choane; vorn wird das Fenster durch den Vomer geschlossen. Die vordere Hälfte des basalen Knorpelbandes, ventral von der Fen. narina, mag Cart. infranarina heißen; die hintere Hälfte, von der Grenze zwischen beiden Nasenkapselabschnitten an bis zur Spitze des freien Fortsatzes, nenne ich Cart. ectochoanalis (Gaupp 1900); der hinterste freie Teil ist der Gaumenfortsatz Seydel's (1895).

Einige Besonderheiten des Ethmoidalskelettes der Urodelen. Wie schon bemerkt, bietet die Ethmoidalregion der Urodelen sehr beträchtliche Verschiedenheiten, von denen wenigstens einige erwähnt werden müssen. Entwickelungsgeschichtlich ist über sie erst wenig bekannt.

Septum und Internasalraum. Bei manchen Urodelen besteht zwischen den hinteren Teilen der Nasenhöhlen ein medianes knorpeliges Septum. Nach Wiedersheim ist das der Fall bei Siren, Menopoma, Cryptobranchus, Amphiuma und auch bei einigen Salamandriden (Salamandra, Salamandrella, Plethodon, Spelerpes). Die sagittale und transversale Ausdehnung des Septums ist verschieden; sehr dick ist es z. B. bei Siredon, während es bei Amphiuma, Salamandrella u. a. eine dünne mediane Platte darstellt. Durch das Septum wird die Ausdehnung des Internasalraumes natürlich beschränkt: erst vom Vorderrande des Septums an bekommen die vorderen Hälften der Nasenkapseln eigene Innenwände, zwischen denen ein Internasalraum bleibt (s. die Abbildungen von Menopoma und Spelerpes bei Wiedersheim). Daß bei Vorhandensein eines Septums am Knorpelschädel auch nach Entfernung der Deckknochen eine direkte Kommunikation zwischen dem Cavum cranii und dem Cavum internasale nicht besteht, bedarf kaum der Erwähnung (Fig. 354 zeigt das sehr breite Septum bei einem jungen Axolotl; nach Wiedersheim wird die beim jungen Siredon noch bestehende Internasalhöhle im Laufe des weiteren Wachstums noch mehr ausgefüllt). Entwickelungsgeschichtlich ist wenig über die Bildung des Septum bekannt. Bei Salamandra maculosa finde ich die Innenwand der Nasenkapsel schon gebildet zu einer Zeit, wo sich noch das Gehirn nach vorn bis zwischen beide Nasensäcke ausdehnt. Daß unter diesen Umständen die beiden Nasenkapseln anfangs durch ein weites Cavum internasale getrennt werden, ist naturgemäß. Später, wenn das Gehirn sich zurückgezogen hat, erfolgt eine Strecke weit eine Vereinigung der Innenwände beider Knorpelkapseln durch mediane Knorpelmassen, so daß ein dickes Septum zu stande kommt. Bei Triton unterbleibt der letztere Vorgang. Die Glandula intermaxillaris bildet sich viel später; sie ist also im ontogenetischen Geschehen an der Entstehung des Internasalraumes durchaus unbeteiligt: dieser ist viel früher als die Drüse vorhanden.

Was die phylogenetischen Beziehungen des Septums und des Internasalraumes anlangt, so ist zunächst daran zu erinnern, daß schon bei Selachiern und Dipnoern ein Nasenseptum (sogar als dünne Platte) vorhanden ist, und daß auch bei Ganoiden

und Teleostiern die Geruchsorgane in die dicke Knorpelmasse der Ethmoidalregion eingelagert sind, somit auch durch dicke septale Knorpelmassen voneinander getrennt werden. Demnach ist es wohl das Vorhandensein des Internasalraumes bei den Urodelen, das der Erklärung bedarf. WIEDERSHEIM und PETER machen dafür die Glandula intermaxillaris verantwortlich, die bei den höheren Salamandriden den Internasalraum einnimmt. Danach wären also die Innenwände beider Nasenkapseln (z. B. bei Triton) gewissermaßen durch Spaltung einer früher vorhanden gewesenen septalen Knorpelmasse unter dem Einfluß der einwachsenden Drüse entstanden zu denken. Wie weit aber die Drüse wirklich das primäre ursächliche Moment für die Entstehung des Internasalraumes war, kann zweifelhaft sein, da ja auch bei Menopoma, wo sie fehlt. die vorderen Hälften beider Nasenkapseln ähnlich wie bei Salamandra durch einen Internasalraum getrennt werden (s. die Abbildungen bei WIEDERSHEIM 1877, Fig. 24, 25 u. 72). Ferner fehlt ein unpaares Septum bei Menobranchus und Proteus, bei denen ebenfalls eine Intermaxillardrüse nicht vorhanden ist. Andererseits besitzen die Anuren eine kräftige Intermaxillardrüse, die aber v o r der Nasenkapsel und ihrem soliden Septum gelagert ist. Es müssen also zum mindesten noch andere Momente mit in Frage kommen. Ontogenetisch erweist sich als erste Ursache für das Vorhandensein eines Internasalraumes die starke Ausdehnung des Gehirnes nach vorn. Wenn nun z. B. bei Triton auch nachdem sich das Gehirn mehr zurückgezogen hat, doch die beiden Nasensäcke nicht nahe an die Mittellinie rücken, so hat das doch wohl zunächst darin seinen Grund, daß sie keine sehr beträchtliche Ausweitung erfahren (wie etwa bei den Anuren, wo frühembryonal die Lage der Nasensäcke auch viel mehr lateral ist). Damit ist aber die Vorbedingung für das Bestehenbleiben des schon embryonal vorhandenen Internasalraumes gegeben. Um abzuwägen, welche Bedeutung die Drüse dafür hat, daß dieser Raum nicht mit Knorpel ausgefüllt wird, daß es also nicht zur Bildung eines dicken, knorpeligen Septums kommt, wären vor allem noch die Deckknochen zu berücksichtigen, die sich ebenfalls in den Internasalraum hinein entwickeln. Wäre allein die Drüse das ursächliche Moment, so müßte wohl gefolgert werden, daß z. B. Menopoma von Formen stammt, die eine Intermaxillardrüse besaßen, diese aber wieder verloren hat, und daß nun nur die nachträglich in den Internasalraum eingewachsenen Deckknochen den Fortbestand derselben bedingen. Das würde sich mit der Ansicht berühren, daß überhaupt die Ichthyoden sekundär abgeänderte Urodelen sind, bleibt aber zur Zeit doch noch Hypothese. Da starke Entwickelung der Deckknochen überhaupt viele Urodelen charakterisiert, so ist doch denkbar, daß diese am Zustandekommen des Internasalraumes auch einigen Einfluß haben. Daß ontogenetisch die Drüse spät in den Raum einwächst, ist dabei ein Moment, das ich noch garnicht einmal hoch bewerten will.

Pränasalfortsätze. Bei Siren finden sich (nach WIEDERSHEIM und PARKER) drei pränasale Fortsätze, ein mittlerer und zwei seitliche. Da das Gleiche bei vielen Anuren der Fall ist, so wird die Auffassung von PETER zweifelhaft, wonach die beiden seitlichen (wie sie z. B. bei Triton, vorhanden sind) durch Spaltung eines früheren einheitlichen medianen entstanden zu denken seien. Vielmehr erscheinen alle 3 als gleichwertige Gebilde. Der mediane Fortsatz allein findet sich bei Ichthyophis. Ich habe seinerzeit (1893) auf die Aehnlichkeit der Pränasalknorpel mit dem Rostrum der Selachier hingewiesen.

Impressio conchalis. Daß die oben als Impressio conchalis bezeichnete Einbiegung der lateralen Wand die erste Andeutung einer Muschel sei, hat zuerst BORN (1879) ausgesprochen; SEYDEL (1895) hat sich ihm angeschlossen. In der Impressio liegen der Thränenkanal, sowie die Schläuche der Glandula nasalis externa. Die Einbiegung, die gegen die Nasenhöhle eine Vorwölbung bedingt, ist nicht bei allen Urodelen gleich deutlich. Bei Plethodon findet sich an dieser Stelle innen an der Kapselwand ein kompakter Knorpelvorsprung, der eine Schleimhauterhebung bedingt (WIEDERSHEIM).

Konfiguration der Gesamtkapsel. Die Form und Ausbildung der gesamten knorpeligen Nasenkapsel variiert bei den verschiedenen Urodelen mannigfach; häufig scheint sie, wie WIEDERSHEIM's Abbildungen zeigen, vollständiger und weniger lückenhaft zu sein als die von Triton (z. B. bei Salamandra, Menopoma, Ranodon). Exakte Vergleiche fehlen. Die 3 im allgemeinen Teile unterschiedenen Skelettzonen (vordere, mittlere, hintere) können auch bei Triton bestimmt werden; die mittlere ist repräsentiert durch die Cart. obliqua, das Planum conchale und die Knorpelbrücke, die von hier aus zu der Cart. infranarina führt. Von dieser Stelle aus zieht bei Amphiuma (nach einem von Herrn Prof. NORRIS angefertigten Modell) eine Lamina transversalis am Boden bis zum Septum, so daß auch hier eine Gegend besteht, wo die Kapsel ringförmig geschlossen ist (Zona anularis, s. p. 587). Zwischen dieser Lam. transversalis ant. und der Cart. infranarina bleibt bei Amphiuma eine

besondere vordere Bodenlücke, die in ihrer Bedeutung unbekannt ist. Ueberhaupt erfordert diese ganze Gegend erneute spezielle Untersuchung.

Ganz abweichend ist das Verhalten der Nasenkapseln von Necturus und Proteus. Dieselben bestehen hier aus einem zierlichen Gitterwerk von Knorpelspangen, das mit dem übrigen Schädel nur bindegewebig, aber nicht knorpelig zusammenhängt (Leydig 1852; Wiedersheim 1877). Auch der Antorbitalfortsatz ist mit dem Schädelbalken nur durch fibröse Gewebe verbunden (Huxley 1874, Wiedersheim). Zwischen den beiden Nasenkapseln setzt sich eine niedrige unpaare Internasalplatte nach vorn fort und endet in 2 Hörnern. Es darf dies Verhalten wohl als ein sekundäres betrachtet werden.

B. Visceraler Teil des Primordialcraniums.

Die Visceralbogen sind die ersten Skelettteile, die am Tritonschädel auftreten. Der Kieferbogen macht den Anfang, ihm folgt der Zungenbeinbogen, und dann rasch, in der Reihenfolge von vorn nach hinten sichtbar werdend, die 4 Kiemenbogen. Bei einem 9 mm langen Embryo von Triton cristatus sind die Anlagen sämtlicher Visceralbogen, mit Ausnahme des letzten, deutlich. Alle entstehen paarig und hängen mit dem noch häutigen neuralen Cranium nicht zusammen (Stöhr).

Die Anlagen der Visceralbogen sind wie die der Balken charakterisiert durch die dichtgedrängten Zellen mit rundlichen, stellenweise facettierten Kernen, sehr geringen Protoplasmamengen und fast vollkommenem Mangel an Dotterplättchen.

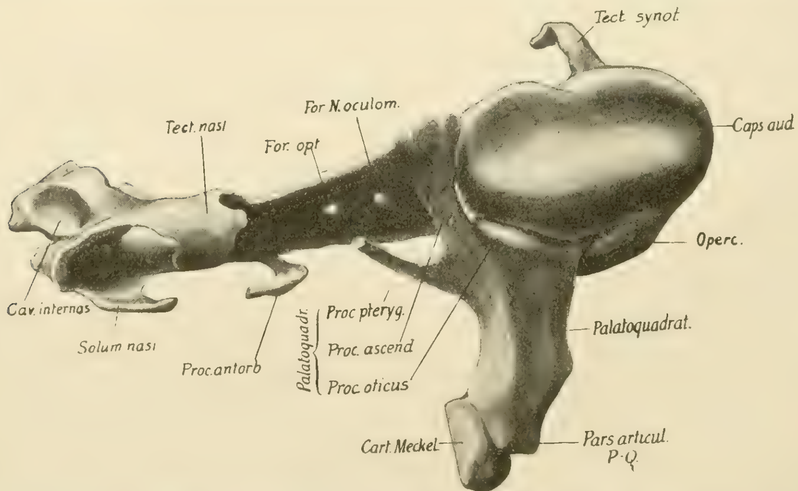


Fig. 354. Neurales Primordialcranium und Palatoquadratum eines 23 mm langen Siredon pisciformis. Von der linken Seite. Nach einem bei 40facher Vergrößerung hergestellten Plattenmodell. Abbildung zu Modell = 4:9.

a) Der Kieferbogen. Der Kieferbogen ist von den anderen Bogen getrennt; er läßt schon früh eine Teilung in einen dorsalen Abschnitt, das Palatoquadratum, und einen ventralen Abschnitt, den primordialen Unterkiefer (Meckel'schen Knorpel) erkennen. Beide verknorpeln selbständig, das Palatoquadratum zuerst (Trit. crist., $9^1/_2$ mm). Auch nach der Verknorpelung bleibt letzteres zunächst noch durch das Ganglion Trigemini vom neuralen Cranium getrennt (Fig. 347), erst sekundär setzt es sich mit diesem in Verbindung, und zwar durch 3 Fortsätze, die kontinuierlich mit dem

Neurocranium verschmelzen (Fig. 354). Die Urodelen sind also autostyl und zugleich monimostyl; das Palatoquadratum wird isoliert angelegt, dann aber völlig fixiert. Von den Fortsätzen ist der Processus ascendens anfangs der kräftigste, später nimmt er immer mehr ab; er verbindet sich mit der Schädelseitenwand vor der Ohrkapsel; er ist dadurch charakterisiert, daß der erste Trigeminusast zwischen ihm und der Schädelseitenwand nach vorn verläuft, während der zweite und dritte Trigeminusast hinter ihm hinweg nach außen ziehen. Der Proc. oticus steigt schräg nach hinten oben auf und legt sich an die knorpelige Ohrkapsel an, mit der er bald völlig verschmilzt. Der Proc. basalis legt sich an die untere Fläche der Ohrkapsel an, da wo diese mit der Basalplatte in Verbindung steht, und verschmilzt später ebenfalls mit ihr (Fig. 350). Ganz zuletzt entsteht der sog. Proc. pterygoideus, der die Pars palatina des Fisch-Palatoquadratums repräsentiert (Fig. 354). Stöhr fand ihn zuerst deutlich bei einem etwa 40 mm langen Triton cristatus, der eben in der Umwandlung begriffen war. Der Fortsatz legt sich dem schon viel früher entstandenen Os pterygoideum auf und endet vorn zugespitzt.

Seine Entstehung zeigt auch bei derselben Species manche Varianten. So fand ihn Stöhr bei einer 60 mm langen Larve von Triton cristatus nicht, und statt dessen an einer vom Körper des Palatoquadratums weit entfernten Stelle an der lateralen Fläche des Os pterygoideum eine Gruppe von Zellen, die mit Knorpelzellen einige Aehnlichkeit hatten: der Proc. pterygoideus schien also hier selbständig angelegt zu werden. Selbständige Knorpelpartieen, die vor der Spitze des Proc. pterygoideus auf dem Os pterygoideum gelagert sind, finden sich bei Urodelen hin und wieder: man kann sie als Hinweis darauf auffassen, daß der Fortsatz sich früher weiter nach vorn hin ausdehnte. Unter den jetzt lebenden Urodelen besitzt, nach Wiedersheim, Ranodon noch eine Ausdehnung des Proc. pterygoideus bis zur Nasenkapsel, und eine Verbindung seines vorderen Endes mit einem Fortsatz derselben, also ein Verhalten, wie es die Anuren zeigen.

Das sehr späte Auftreten des Fortsatzes in der Ontogenese, auf das Stöhr zuerst aufmerksam gemacht hat, scheint der Auffassung, daß der Proc. pterygoideus der Pars palatina des Fischpalatoquadratums homolog ist, nicht gerade günstig zu sein und dem Fortsatz vielmehr die Bedeutung einer bei den Amphibien neu auftretenden Bildung zu verleihen, wofür er denn auch thatsächlich vielfach gehalten worden ist. Indessen ist hier einmal hinzuweisen auf die mancherlei zeitlichen Verschiebungen, die bei der Entwicklung der knorpeligen Schädelteile erkennbar sind, andererseits darauf, daß gerade Teile, die phylogenetisch in Reduktion begriffen, also entwertet sind, in der Ontogenese häufig verspätet angelegt werden. Auch die Loslösung des Fortsatzes vom Körper des Palatoquadratums bei Menopoma, seine gänzliche Unterdrückung bei Necturus und Proteus, dazu das gelegentliche Auftreten eines gesonderten vorderen Knorpelstückes, das sich erst sekundär mit dem hinteren Teil des Fortsatzes vereinigt, sind alles Erscheinungen, die als Zeichen der Reduktion aufgefaßt werden können, die eintrat, nachdem der Fortsatz seiner ursprünglichen Hauptbestimmung, eine vordere Befestigung für das Palatoquadratum zu bilden, entrückt war. Das Hervortreten der Knochen ist am Urodelenschädel der leicht erkennbare Grund dafür (Gaupp 1893). Der Proc. basalis scheint dem Proc. palatobasalis der Selachier zu entsprechen; seine Anlagerungsstelle an der Schädelbasis wäre dann als noch weiter kaudalwärts gerückt aufzufassen. Daß die basalen Verbindungen des Palatoquadratums mit dem Neurocranium eine besondere neue Untersuchung erfordern, wurde schon bemerkt.

Die Monimostylie der Urodelen entsteht, wie die der Dipnoï, durch knorpelige Verschmelzung des Palatoquadratums mit dem neuralen Cranium. Dadurch unterscheidet sie sich von der der Krokodile und Schildkröten, bei der es sich um eine Unterdrückung der Beweglichkeit des Quadratums durch die sich ausdehnenden und fest miteinander verschmelzenden Deckknochen handelt.

Bei der Metamorphose der Caducibranchiaten erleidet das Palatoquadratum eine Stellungsänderung, indem es aus der schräg nach vorn und abwärts gerichteten Stellung in eine mehr quere übergeht. Es bildet sich dabei (bei Triton cristatus, Stöhr) eine Spalte zwischen

dem Proc. oticus und der Ohrkapsel, die wahrscheinlich in Beziehung zu jenem Vorgange der Stellungsänderung steht (Lösung des Zusammenhanges von Quadratum und Ohrkapsel). Außerdem erfolgt aber, wie ich in eigenen Präparaten sehe, eine Erweichung des Knorpels innerhalb des Palatoquadratums; der Proc. basalis bleibt mit der Schädelbasis vereinigt. Die genaueren Vorgänge bei der Stellungsänderung, sowie das Verhalten des Palatoquadratums nach derselben erfordern spezielle Untersuchung.

Die beiderseitigen Meckel'schen Knorpel werden anfangs vorn in der Mittellinie durch eine Lage nicht verknorpelten Gewebes voneinander getrennt; später verknorpelt auch dieses. Bei der Metamorphose geht der mittlere Teil des Meckel'schen Knorpels (wenigstens bei Triton taeniatus) zu Grunde; das proximale Ende verknöchert, und der vorn in der Mittellinie gelegene Knorpel bleibt als mediane Synchondrose zwischen beiden Dentalia erhalten. Wenigstens finde ich ihn hier noch bei erwachsenen Exemplaren von Tr. taen. Bei manchen Urodelen scheint eine Verknöcherung des vorderen Endes des Meckel'schen Knochens vorzukommen (s. Knochen).

Bei den Perennibranchiaten bewahrt die Pars quadrata des Palatoquadratums zeitlebens ihre von hinten oben nach vorn unten gehende Richtung. Bei Amphiuma gleicht die Stellung der bei den Salamandriden, während Cryptobranchus und Menopoma das Quadratum mit seiner Gelenkfläche nach außen und etwas nach hinten gerichtet zeigen. Ob diese Anordnung von vornherein besteht, oder embryonal sich erst ausbildet, ist unbekannt.

b) Das Hyobranchialskelett. Salamandriden. Die Entwicklung des Hyobranchialskelettes bei Triton cristatus von der ersten Anlage bis zur Vollendung des larvalen Zustandes verläuft nach

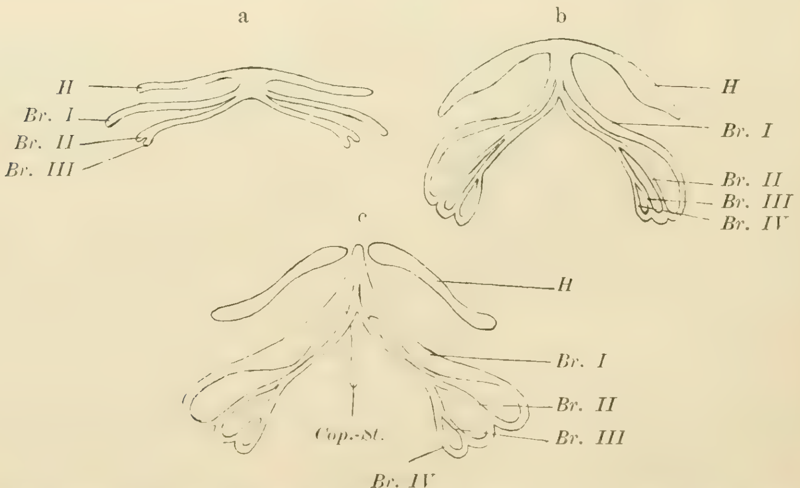


Fig. 355. Hyobranchialskelette von Triton cristatus, halbschematisch. Nach Stöhr. a Embryo, 9 mm lang; b eben ausgeschlüpfte Larve, 9,5 mm lang; c Larve, 10 mm lang. *H* Hyalbogen. *Br I—IV* Brachiale I—IV. *Cop. St.* Copulastiel.

Stöhr folgendermaßen. Die erste vorknorpelige Anlage bei Trit. crist. von 9 mm ist eine einheitliche und läßt den Hyalbogen und 3 Branchialbogen unterscheiden (Fig. 355 a). Die medialen Enden des Zungenbein- und der 2 ersten Branchialbogen werden schon auf diesem

jungen Stadium durch eine unpaare mediane Anlage untereinander verbunden, die 3. Kiemenbogen erscheinen erst als kurze mediale Auswüchse an den distalen Enden der 2. Bogen; von den 4. ist noch nichts wahrzunehmen. Doch erscheinen die letzteren bald (Trit. crist., 9,5 mm, Fig. 355b) als mediale Sprossen der dritten. Zugleich verbinden sich die dorsalen Enden sämtlicher Kiemenbogen untereinander. Sehr bald darauf erfolgt auch die knorpelige Differenzierung, und zwar zunächst getrennt in den Seitenteilen. Bei einer 10 mm langen Larve von Triton cristatus (Fig. 355c) findet Stöhr den Zungenbein- und sämtliche Branchialbogen in einem Zustand, der von nun an — Segmentierung abgerechnet — mit nur geringen Abänderungen durch das ganze Larvenleben persistiert. Die ventralen Enden des Zungenbeinbogens haben sich von der unpaaren medianen Anlage abgegliedert, mit der aber der 1. und 2. Branchialbogen noch zusammenhängen. Doch haben sich die Verhältnisse hier so umgestaltet, daß aus der ursprünglich einheitlichen unpaaren Anlage zwei Teile hervorgegangen

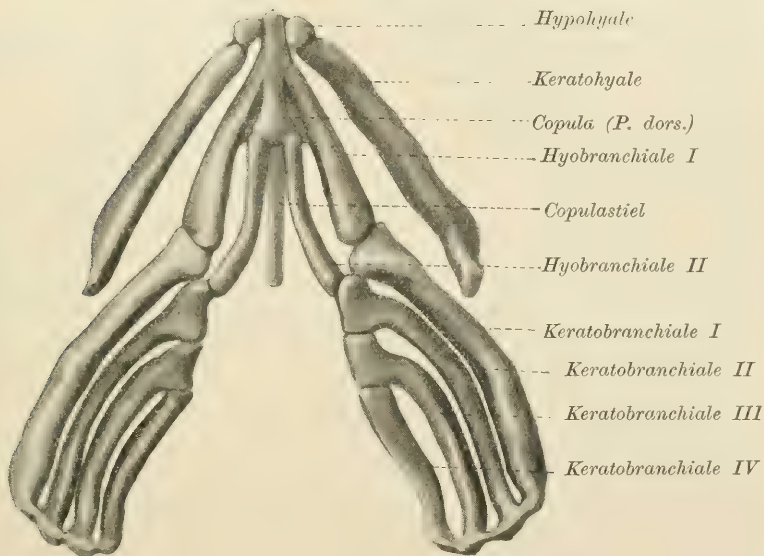


Fig. 356. Hyobranchialskelett einer 2 cm langen Larve von Triton taeniatus. Dorsalansicht. Bei 50facher Vergr. modelliert, Zeichnung auf die Hälfte verkleinert. Original.

sind, ein dorsaler und ein ventraler, die nur ganz vorn miteinander zusammenhängen und von denen der ventrale in die 1., der dorsale in die 2. Kiemenbogen übergeht. Der ventrale Teil hat die Form einer breiten dreieckigen Platte, die hinten in einen langen medianen Fortsatz, den Copulastiel (Urobranchiale, Stöhr) ausläuft, der dorsale die eines drehrunden Stieles (Fig. 355c). Noch jetzt bilden die 4 Branchialbogen beider Seiten mit den unpaaren Teilen ein knorpeliges Continuum. Die Art, wie hier die Gliederung erfolgt, hat Stöhr nicht verfolgt. Bei Triton taeniatus, also einer Form, die Tr. crist. nahe steht, findet sich nach Ablauf des Segmentierungsprozesses der Zustand, den die Figg. 356 und 357 demonstrieren. Der Zungen-

beinbogen ist in zwei knorpelige Stücke zerlegt, ein kleines Hypohyale und ein großes Keratohyale. Das Hypohyale legt sich dem lateralen Umfang des vordersten rundlichen Endes der unpaaren

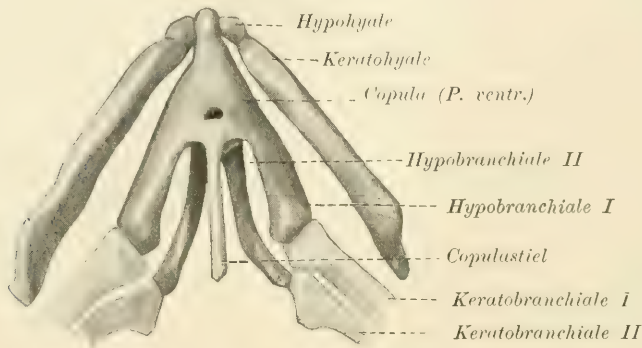


Fig. 357. Vorderster Teil des Hyobranchialskelettes einer 2 cm langen Larve von Triton taeniatus. Ventralansicht. Dasselbe Objekt wie Fig. 356. Orig. (Die Lücke im ventralen Teil der Copula ist eine zufällige Besonderheit des vorliegenden Objektes.)

Copula an. Diese selbst ist nur vorn einheitlich; nach hinten hin teilt sie sich in die zwei übereinander gelegenen Abschnitte. Der ventrale bildet eine breite, über die Fläche gekrümmte, dreieckige Platte, deren beide lateral-hintere Ecken kontinuierlich in die beiden Hypobranchialia der 1. Branchialbogen übergehen, während von der Mitte der hinteren quer verlaufenden Dreiecksbasis der Copulastiel als langer medianer Fortsatz nach hinten geht. Das dorsale Teilstück, in das sich die Copula nach hinten fortsetzt, ist kurz drehrund; hinten sind an ihm die Hypobranchialia der 2. Bogen befestigt.

Das erste Branchiale ist in Hypo- und Keratobranchiale gegliedert; das Hypobranchiale I hängt kontinuierlich mit dem ventralen Teil der Copula zusammen. Ebenso zerfällt das zweite Branchiale in ein Hypo- und ein Keratobranchiale; das Hypobranchiale II ist aber von dem hinteren Ende des dorsalen stielförmigen Copulaabschnittes abgegliedert. Das ventrale Ende des Keratobranchiale II ist mit den ventralen Enden der Keratobranchialia I und III verbunden. Der dritte und der vierte Branchialbogen erreichen die Mittellinie nicht mehr; ein jeder besteht nur aus einem Keratobranchiale. Das ventrale Ende des 3. verbindet sich durch nicht verknorpeltes Gewebe mit den ventralen Enden des 2. und 4.; das des 4. kommt nur zur Verbindung mit dem des 3. Die dorsalen Enden aller 4 Branchialbogen sind durch Knorpelkommissuren (Commissurae terminales) untereinander verbunden.

Die wichtigsten Veränderungen bei der Umwandlung des larvalen Hyobranchialskelettes in das Zungenbein des erwachsenen Triton sind folgende (Fig. 358). Das Hypohyale geht ganz zu Grunde, statt dessen bildet sich etwas weiter hinten, aber noch in der Nachbarschaft des vorderen Copulaendes, der Bügelknorpel neu. Er besteht aus 3 Teilen, die nach Kallius auch genetisch selbständig sind: 2 seitlichen, die als kleine Stäbchen von der Copula nach der Seite abstehen,

und einem mittleren Bügel, der dorsal von der Copula jene beiden untereinander verbindet. Das Keratohyale verliert den Zusammenhang mit dem übrigen Zungenbeinapparat und wandelt sich in eine

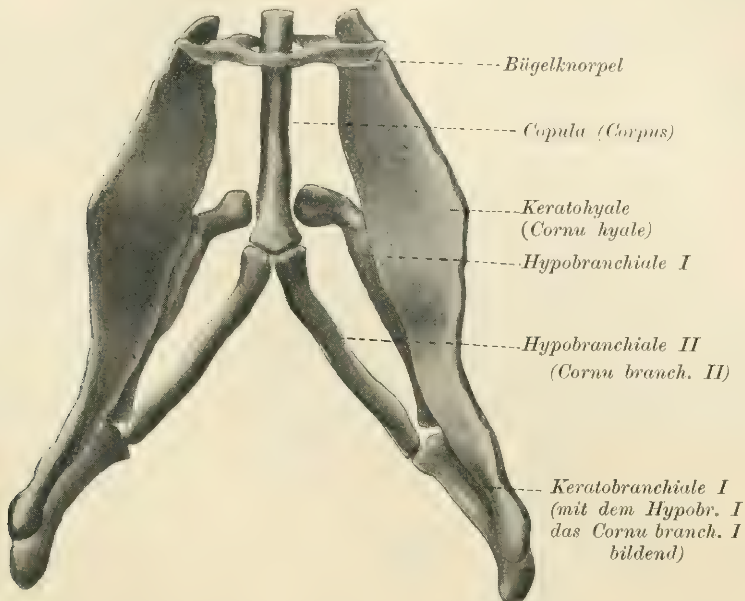


Fig. 358. Hyobranchialskelett von Triton taeniatus nach der Metamorphose; Dorsalansicht. (Länge des Tieres 34 mm.) Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Modell. Figur auf die Hälfte verkleinert, also die natürlichen Verhältnisse bei 25facher Vergr. wiedergebend. — Knorpel blau, Knochen grau.

breitere Platte um, die nur hinten in ein rundliches Endstück übergeht. So bildet es das Cornu hyale, das aber, wie gesagt, von dem übrigen Apparat losgelöst ist. Hypobranchiale I und Keratobranchiale I bleiben als Cornu branchiale I erhalten, das erstere gliedert sich von der Copula ab, bewahrt aber die Verbindung mit ihr. Vom 2. Branchiale bleibt nur das Hypobranchiale II als Cornu branchiale II erhalten, proximal mit dem kaudalen Ende der Copula, distal mit dem Keratobranchiale I verbunden, dessen ventrales Ende zu diesem Zweck besonders verdickt ist. Die Keratobranchialia II, III und IV gehen zu Grunde. Von der Copula geht der ventrale platte Teil nebst dem Copulastiel zu Grunde, der dorsale Teil bleibt (als Corpus oss. hyoid.) erhalten und wächst stark in die Länge. Seinem lateralen Umfang legt sich das Hypobranchiale I, seinem hinteren Ende das Hypobranchiale II an.

Am larvalen Hyobranchialskelett von Salamandra maculosa, das im ganzen dem von Triton gleicht, soll das Hypobranchiale I von der Copula abgegliedert sein, das hintere Ende des Copulastieles ist gegabelt. Hin und wieder kommt ein rudimentäres Hypobranchiale III vor (Kallius, Drüner). Bei der Metamorphose bleiben die Hypohyalia erhalten (als sog. vordere Radien), verlieren aber den Zusammenhang mit dem Keratohyale; ein hinteres Radienpaar, den Seitenteilen des Bügelknorpels von Triton entsprechend, bildet sich neu; Hypo- und Keratobranchiale I verwachsen untereinander (Drüner), das Hypobranchiale II bleibt erhalten, die 3 hinteren Keratobranchialia gehen zu Grunde. Der Copulastiel geht in der Hauptsache zu

Grunde, doch bleibt das hintere gegabelte Ende erhalten und bildet, verknöchernd, das Os thyreoideum oder Os triquetrum. Aehnlich verhält sich Amblystoma. Drüner hebt hervor (was ich bestätigen kann), daß bei der Larve (Siredon pisciformis) die Copula mit den Hypobranchialia I und II eine zusammenhängende Knorpelmasse bildet; bei Amblystoma ist die Abgliederung erfolgt. Die Hypohyalia bleiben bei der Metamorphose erhalten (vordere Radien), bewahren aber hier den Zusammenhang mit den Keratohyalia; als Neubildung erscheint ein Bügelknorpel, der aber dauernd aus 3 getrennten Stücken besteht: 2 lateralen, die den hinteren Radien von Salamandra entsprechen, und einem dorsal über die Copula hinwegziehenden unpaaren bogenförmigen Stück (cf. Triton). Das hintere Ende des Copulastieles bleibt, wie bei Salamandra, erhalten. Hypobranchiale I, Keratobranchiale I und Hypobranchiale II bleiben in der Anordnung wie bei Triton erhalten; die Keratobranchialia II, III, IV gehen zu Grunde (Drüner's Angaben beziehen sich auf Amblystoma mavortium).

Ichthyodea. Die Form, die das Hyobranchialskelett der Salamandridenlarven zeigt, entspricht in den Hauptzügen der, die die Ichthyoden zeitlebens aufweisen. Die wichtigsten Besonderheiten, die bei letzteren zur Beobachtung kommen, bestehen in Reduktion der Kiemenbogenzahl. Diese findet sich bei Perennibranchiaten, wie bei Derotremen. Unter den Perennibranchiaten besitzen Necturus und Proteus nur 3, unter den Derotremen Cryptobranchus sogar nur 2 Branchialbogen. Siren unter den Perennibranchiaten, Amphiuma und Menopoma unter den Derotremen bewahren die Vierzahl der Branchialia. Das Hyale zerfällt gewöhnlich in ein Hypo- und ein Keratohyale. Fast stets ist das Branchiale I in ein Hypo- und ein Keratobranchiale gegliedert. Ein Hypobranchiale II kann rudimentär sein oder ganz fehlen. Statt einer Copula können deren zwei hintereinander gelagerte vorhanden sein; sie werden, nach dem Vorgange von Huxley (1874), als 1. und 2. Basibranchiale bezeichnet (Fig. 359). Das hintere entspricht offenbar dem Copulastiel der Salamandridenlarven, ob es aber wirklich ein selbständiges Basibranchiale darstellt, das bei den Salamandridenlarven in Konkrescenz mit dem vorderen Basibranchiale auftritt, ist bisher nicht bewiesen.

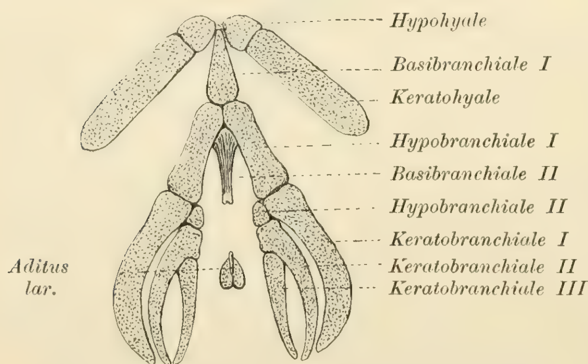


Fig. 359. Hyobranchialskelett von Necturus lateralis, von der Ventralseite. Nach Huxley.

Ueber die frühen Zustände des Hyobranchialskelettes von Necturus haben J. B. Platt (1897) und G. Buchs (1902) Angaben gemacht. Den Befund von J. B. Platt, daß das Material des Hyobranchialskelettes von Necturus (außer der Anlage des sog. Basibranchiale II) ektodermaler Herkunft sei, konnte Buchs nicht bestätigen. Auf vorknorpeligem Zustand ist die Anlage des gesamten Hyobranchialskelettes nach Miss Platt eine einheitliche und besitzt eine Form, die Fig. 360 illustriert (von einem Embryo von 15 mm). Der Hyalbogen besteht hier aus einem einheitlichen hufeisenförmig gekrümmten Bogen, der in der ventralen Mittellinie mit einer longitudinal nach hinten ziehenden Gewebsmasse verbunden ist. Vom hinteren Ende derselben geht jederseits die Anlage des 1. Branchialbogens aus; in dem Winkel, der durch die Divergenz der beiderseitigen Bogen gebildet wird, springt

noch ein kleiner Gewebsknopf nach hinten vor. Die Anlagen des 2. und 3. Branchialbogens erreichen die Mittellinie nicht; sie sind jederseits mit ihren ventralen Enden vereinigt durch einen kurzen, gemeinsamen Stiel, der sich dem hinteren Um-

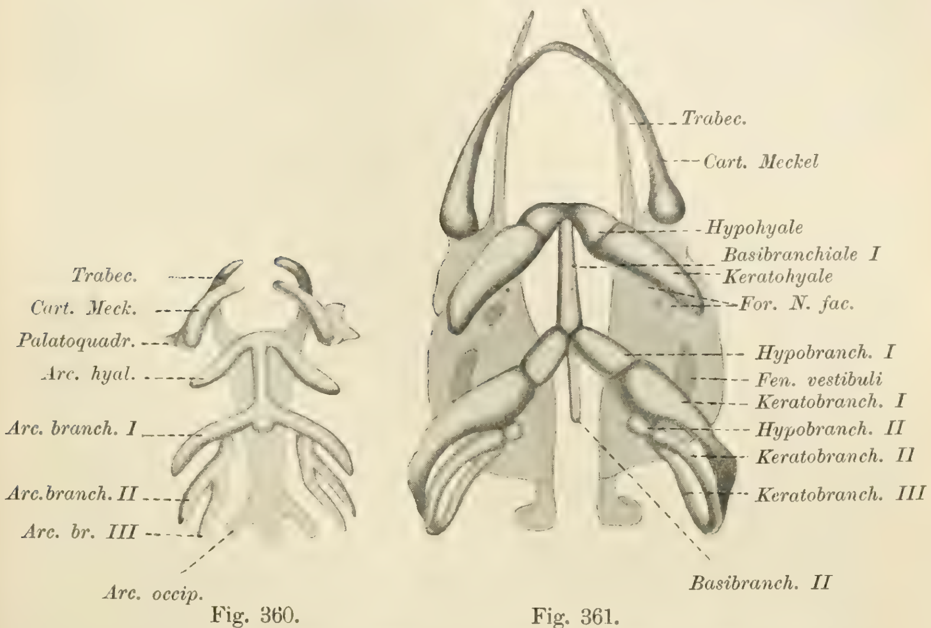


Fig. 360. Fig. 361.

Fig. 360. Prochondrale Anlagen der Visceralbogen von Necturus (15 mm lang). Ventralansicht. Nach J. B. Platt.

Fig. 361. Knorpelschädel von Necturus (19 mm lang). Ventralansicht. Nach J. B. Platt.

fange des 1. Branchialbogens in einiger Entfernung von der Mittellinie anlegt. — Bei der Verknorpelung entstehen sofort die Stücke des definitiven Hyobranchialskelettes durch selbständige Chondrifikation (Fig. 361). Aus der medianen Anlage zwischen dem Hyal- und dem 1. Branchialbogen geht das erste Basibranchiale, aus der hinteren Fortsetzung der Anlage das zweite Basibranchiale hervor (über die Nomenklatur s. oben). Der Hyalbogen jeder Seite verknorpelt von zwei Zentren aus, die das Hypo- und das Keratohyale bilden. Ebenso entsteht jederseits aus dem 1. Branchialbogen ein Hypobranchiale I und ein Keratobranchiale I. Der kurze, einheitliche Anfangsstiel des 2. und 3. Branchiale verknorpelt selbständig als Hypobranchiale II; dazu kommen dann noch das Keratobranchiale II und das Keratobranchiale III. — Auf die spezielle zum Teil sehr merkwürdige Gestaltung des Hyobranchialskelettes bei den verschiedenen Ichthyoden einzugehen, ist hier nicht Raum; s. die Arbeiten von J. G. Fischer, Parker, Wiedersheim, Drüner.

Ein Vergleich der verschiedenen Urodelenzustände lehrt besonders die Tatsache, daß die Gliederungen im Bereiche des Hyobranchialskelettes zu sehr verschiedenen Zeiten auftreten können, manchmal nur auf bestimmten Stadien vorübergehend bestehen, ja stellenweise von vornherein unterbleiben. Alles dies läßt sie als etwas Sekundäres erkennen und warnt vor der Ueberschätzung der einzelnen Gliederungsstücke als selbständiger morphologischer Elemente. — Ob die als Hypo- und Keratobranchialia bezeichneten Abschnitte den ebenso genannten Stücken der Fische ganz gleichwertig sind, ist noch zu untersuchen; Huxley und nach ihm Parker und Wiedersheim bezeich-

neten die Hypobranchialia der hier gebrauchten Nomenklatur als Keratobranchialia, die Keratobranchialia als Epibranchialia. Auch über die Auffassung der Copulateile gehen die Ansichten vielfach auseinander. Ganz unklar ist die Bedeutung des Bügelknorpels resp. der hinteren Radien, die bei der Metamorphose der Salamandriden neu auftreten. Auch bei manchen Ichthyoden finden sich im vorderen Bereich des Hyobranchialskelettes Besonderheiten noch ungeklärter Natur (Amphiuma, Menopoma).

II. Die Schädelknochen.

Die Knochenbildung beginnt bei den Salamandriden sehr frühzeitig, noch innerhalb des Eies, zu einer Zeit, wo das Primordialcranium noch wenig vom umgebenden Gewebe gesondert, die Vereinigung der Trabekel zur Internasalplatte noch nicht erfolgt, und das Geruchsorgan erst als ein kleines Grübchen wahrnehmbar ist (O. Hertwig). Speziell die Anlagen des Dentale, Angulare und Pterygopalatinum konnten schon bei noch nicht ausgeschlüpften Embryonen von Siredon, Salamandra, Triton nachgewiesen werden. Die Deckknochen des Schädeldaches entstehen allerdings erst viel später.

Die Zahl der embryonal angelegten Knochen entspricht nicht der Zahl der Knochen des erwachsenen Schädels. Vielfach kommt es im Laufe der Entwickelung zur Verwachsung von Knochen, die getrennt angelegt waren; namentlich bei den Tritonen kommen frühzeitige Verbindungen zwischen verschiedenen Knochenstücken zu stande (Verwachsung beider Praemaxillaria untereinander, sowie Verwachsung des Vomer mit dem Palatinum zu einem Vomeropalatinum). Auf der anderen Seite kommt es auch vor, daß Knochenstücke im Zusammenhang entstehen und erst sekundär sich voneinander trennen (Palatinum und Pterygoid).

Auch totale Rückbildung eines embryonal angelegten Knochens wird beobachtet (Operculare von Salamandra und Triton).

Ersatzknochen des Urodelenschädels sind: im Bereiche des neuralen Craniums 1) Pleuroccipitale, 2) Prooticum, 3) Orbitosphenoid, 4) Columellare, alle 4 paarig; im Bereiche des Kieferbogens 1) Quadratum, 2) Articulare, 3) Mentomandibulare; im Bereiche des Hyobranchialskelettes zahlreiche, nicht ganz konstante Verknöcherungen der einzelnen Teile dieses Apparates. Die Bildung aller dieser Ersatzknochen erfolgt perichondral; sie entstehen als anfangs dünne perichondrale Knochenlamellen auf dem Knorpel, der darauf verschwindet oder auch stellenweise (bei manchen Formen in ausgedehnterem Maße) bestehen bleiben kann. Ein Einwachsen von Knochenbildungsgewebe in den Knorpel und enchondrale Knochenbildung kommt nur in Ausnahmefällen vor. Gewöhnlich schwindet der Knorpel einfach unter der perichondralen Knochenlamelle und die Skelettteile können (wofern sie nicht drehrund sind und cirkulär von der Knochenscheide umgeben werden) sehr erheblich ihr Aussehen verändern: an Stelle der früheren plumpen Knorpelteile treten dünne Knochenlamellen.

Als Deckknochen werden angelegt: im Bereiche des Oberschädels 1) Parietale, 2) Frontale, 3) Praefrontale (ev. 2 Praefrontalia), 4) Nasale, 5) Septomaxillare, 6) Paraquadratum, 7) Quadratomaxillare, 8) Praemaxillare, 9) Maxillare, 10) Vomer, 11) Palatinum, 12) Pterygoid — alle paarig; dazu 13) das unpaare Parasphenoid; im Bereiche des

Unterkiefers 1) Dentale, 2) Operculare, 3) Angulare; im Bereiche des Hyobranchialskelettes bei Amphiuma ein Knochen am Keratohyale: Parahyale.

Bei den Fischen, bei denen der Kieferapparat im allgemeinen eine größere Selbständigkeit gegenüber dem neuralen Cranium besitzt, und auch das Praemaxillare, Maxillare, Palatinum und Pterygoid noch auf Knorpelteilen sich anlegen, die dem Visceralskelett zugezählt werden, war eine Einteilung der Schädeldeckknochen in solche des neuralen Craniums und solche des Visceralskelettes möglich. Von den Amphibien an verwischt sich dieses Unterscheidungsmerkmal dadurch, daß jene Knorpelteile immer mehr schwinden und die genannten Knochen demzufolge ganz ohne knorpelige Unterlage in der Mundschleimhaut entstehen oder sich an Teile des neuralen Craniums anlegen. Die oben gegebene rein topographische Einteilung in Knochen des Oberschädels, des Unterkiefers und des Hyobranchialskelettes erscheint damit praktischer.

Von diesen Knochen besitzen ein besonderes Interesse die, die zur Umwandung der Mundhöhle beitragen und, wenigstens zum Teil, mit Zähnen besetzt sind (Mundhöhlenknochen). Einige von ihnen (Vomer, Palatinum, Operculare, Teile des Maxillare, Praemaxillare und Dentale) entstehen noch ontogenetisch aus einer Konkrescenz von Zähnen, und diese Knochen sind es ja auch gewesen, auf deren Genese O. Hertwig die im allgemeinen Teil auseinandergesetzte Hypothese gegründet hat.

O. Hertwig teilt die hierher gehörigen knöchernen Elemente in 3 Gruppen: Zu der ersten Gruppe gehören Vomer, Palatinum, Operculare; dieselben sind richtige Zahnknochen und entstehen durch Konkrescenz von Zähnen. Die zweite Gruppe umfaßt das Praemaxillare, Maxillare und Dentale, Knochen, bei deren Entstehung sich ein aus Zahnkonkrescenz entstandener Abschnitt mit einem anderen, der eine selbständige Integumentossifikation darstellt, verbindet. Die Knochen der dritten Gruppe endlich (Pterygoid, Parasphenoid, Angulare) zeigen ontogenetisch keine Beziehungen zu Zähnen, sondern entstehen rein durch Ossifikation im Bindegewebe.

Knochen des Oberschädels.

a) Ersatzknochen.

Typische Ersatzknochen im Bereiche des Oberschädels sind: Pleuroccipitale, Prooticum, Orbitosphenoid, Columellare, Quadratum. Die speziellen Vorgänge bei der Bildung dieser Knochen wurden bisher nicht verfolgt, und auch die Frage, wieviel von dem ursprünglichen Knorpelcranium in den ausgebildeten Zustand übernommen wird, bedarf vielfach noch einer genaueren Prüfung. Die ausgedehntesten Angaben über den letzteren Punkt finden sich bei Wiedersheim (1877). Charakteristisch für die Urodelen wie für die Amphibien überhaupt ist die geringe Anzahl von Ersatzknochen des neuralen Craniums, die vor allem eine Folge des gänzlichen Fehlens aller unpaaren Ossifikationen ist. Alle Ersatzknochen der Amphibien sind paarig.

Pleuroccipitale und Prooticum. Bei den Ichthyoiden und (nach Wiedersheim) bei einigen lechriodonten Salamandriden bleiben die beiden genannten Knochenterritorien getrennt: das Pleuroccipitale nimmt die Occipitalregion und die hintere Hälfte der Ohrkapsel, das Prooticum die vordere Hälfte der Ohrkapsel ein. Bei den meisten Salamandriden erfolgt schon frühzeitig eine Vereinigung beider. Bei Triton taeniatus finde ich nur die ersten Anfänge der perichondralen Knochenbildung getrennt: die des Pleuroccipitale nimmt ihren Ausgang am For. jugulare, die des Prooticum in der Gegend der Facialisöffnungen. Sehr bald ist aber die knorpelige Ohrkapsel von einer einheitlichen perichondralen Knochenlamelle bedeckt und auch

an der inneren Oberfläche tritt perichondrale Knochenbildung auf. Auf die lateralen Teile der Basalplatte setzt sich diese in Form einer ventralen und einer dorsalen Lamelle fort, ebenso auf das Tectum synoticum. Der Occipitalteil des Chondrocraniums wird allseitig umscheidet. Der ursprüngliche Knorpel geht an den meisten Stellen einfach durch Auflösung zu Grunde; am Tectum synoticum kommt es (bei Triton cristatus, nach Stöhr) zu enchondraler Ossifikation. Im Gebiet der vorderen Ohrkapselhälfte erhält auch bei Triton der Facialiskanal einen knöchernen Abschluß gegen den Ohrkapselraum, trotzdem hier im Knorpelstadium ein solcher Abschluß nicht besteht. Bei den meisten Salamandriden wird also die Ohrkapsel zusammen mit dem Occipitalteil ein einheitliches Knochenstück. Knorpelig erhalten bleiben hier von der Occipital- und Labyrinthregion gewöhnlich nur der Gelenkknorpel des Condylus occipitalis, ein medianer Streifen der hypochordalen Kommissur (zur Artikulation mit dem Tuberculum interglenoidale des 1. Wirbels), die mediane Partie der Tectum synoticum, der Rand der Fenestra vestibuli und die Stellen, wo sich der Proc. oticus und der Proc. basalis des Quadratums anlegen (Stöhr).

Bei Necturus mac. beschreibt H. H. Wilder statt eines einheitlichen Pleuroccipitale 2 Knochen, ein Pleuroccipitale und ein Opisthoticum, das erstere nimmt die Occipitalregion, das letztere die hintere Hälfte der Ohrkapsel ein. Huxley (1874) erwähnt das Opisthoticum Wilder's als Epiotic, bemerkt aber, daß es eng verbunden sei mit dem Pleuroccipitale (also nicht selbständig).

Orbitosphenoid (Sphenethmoid, Parker). Der Knochen, der gewöhnlich als Orbitosphenoid bezeichnet wird, entsteht bei Triton taen. perichondral auf der Grundlage der knorpeligen Schädelseitenwand der Orbitalregion. Er erreicht verschiedene Ausdehnung (s. die Abbildungen bei Wiedersheim und Parker). Ob er dem gleichnamigen Knochen der Säuger entspricht, ist ganz fraglich.

Os columellare. Das Operculum bleibt häufig zeitlebens knorpelig, kann aber auch (ev. mit seinem Stiel) verknöchern. Aber auch in diesem Falle scheint die innere Fläche knorpelig zu bleiben.

Quadratum. Bei Triton cristatus verknöchert nach Stöhr der größte Teil des Quadratknorpels, und zwar perichondral; der Knorpel zerfällt zum größten Teil, enchondrale Verknöcherung erfolgt nicht. Auch der Proc. ascendens verknöchert perichondral, während die hinteren Fortsätze (Proc. oticus und Proc. basalis) sich bei Triton crist. zu einem Zellknorpel umwandeln. Bei Triton taen. bleiben sie hyalinknorpelig. Ein Teil des Quadratknorpels wird in wirkliches Bindegewebe umgewandelt. Der Proc. pterygoideus verknöchert nicht, sondern bleibt knorpelig (immer?). Erneute Untersuchungen über das Schicksal des Quadratums bei den Urodelen, speziell den höheren Formen, sind sehr notwendig (s. auch Paraquadratum).

b) Deckknochen im Bereiche des Oberschädels.

Die Deckknochen erlangen bei den Urodelen eine ganz besonders hohe Entwickelung, und darauf kann wohl auch die Lückenhaftigkeit des Primordialcraniums zurückgeführt werden. Bei einigen Formen (Necturus, Proteus, Amphiuma nach Wiedersheim) bilden die Deckknochen fast allein das ganze Schädelrohr.

α) Deckknochen am Dach und an den Seitenwänden des Oberschädels sind jederseits: Parietale, Frontale, Nasale, Praefrontale (statt eines können auch 2 Praefrontalia vorhanden sein), Septomaxillare, Paraquadratum, Quadratomaxillare. Alle diese Knochen entstehen, soweit bekannt, in größerer Tiefe, entweder auf Teilen des Chondrocraniums oder unmittelbar außen vom Schädelcavum. Zusammenhängende Angaben über ihre Entwickelung liegen nicht vor. Bezüglich der Topographie und allgemeinen morphologischen Verhältnisse mögen einige der wichtigsten Momente kurz erwähnt sein.

Parietale. Entsteht lateral. Hinten legt es sich auf der Dorsalfläche der Ohrkapsel an (Fig. 363); vor dieser ruht es gewöhnlich mit seiner lateralen, ventralwärts umgebogenen Randpartie (Proc. orbitalis, Wiedersheim), auf dem oberen Rande der orbitotemporalen Schädelseitenwand (Fig. 362). Der Proc. orbitalis kann sehr beträchtliche Dimensionen erreichen und sich medial von der knorpeligen Schädelseitenwand bis zum Parasphenoid erstrecken (Necturus, vergl. Wiedersheim).

Frontale. Legt sich ebenfalls lateral am oberen Rande der orbito-temporalen Schädelseitenwand vor dem Parietale an und schiebt sich teils nach hinten auf die Oberfläche des Parietale (Fig. 362), teils nach vorn auf die Nasenkapsel. Auch der

Orbitalfortsatz des Frontale kann einen sehr großen Anteil am Aufbau der Schädelseitenwand der Orbitalgegend gewinnen. Außerdem aber erlangt das Frontale manchmal einen sehr beträchtlichen Anteil an der vorderen Begrenzung des Cavum cranii, durch Entwickelung einer absteigenden Platte, die den Olfactorius bei seinem Austritt aus der Schädelhöhle mehr oder minder vollständig umschließt (Amphiuma, Necturus, s. WIEDERSHEIM).

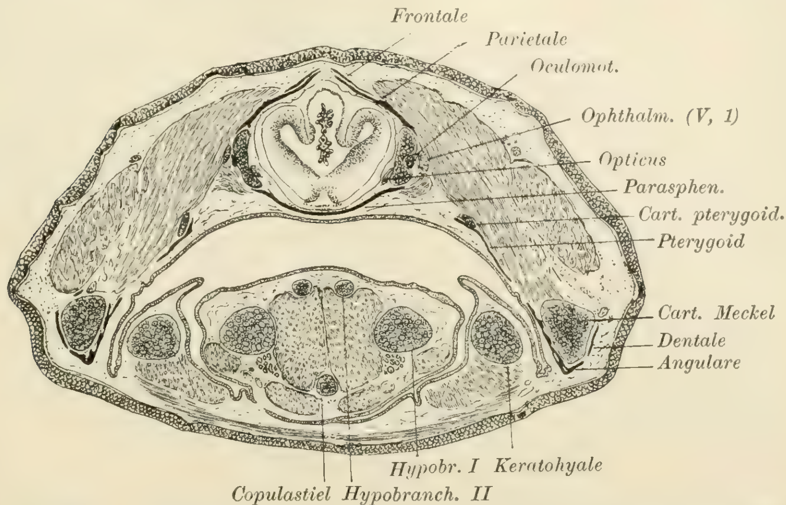


Fig. 362. Querschnitt durch die Orbito-temporalregion eines jungen, 8,2 cm langen Siredon pisciformis (dicht vor dem Oculomotoriusforamen).

Nasale. Ist ein Deckknochen auf dem knorpeligen Nasendache, paarig, meist in einiger Entfernung von der Mittellinie gelegen, und nach vorn bis nahe an die Fenestra narina reichend. Fehlt bei Necturus und Proteus, bei denen infolgedessen die Nasenkapseln frei unter der Haut liegen.

Praefrontalia. Den meisten Urodelen kommt jederseits nur ein Praefrontale zu. Dasselbe bildet einen Belegknochen auf dem hinteren Teil des Nasenkapseldaches (zwischen Frontale, Nasale und Maxillare) und dehnt sich meist auch mehr oder weniger weit am Planum antorbitale ventralwärts aus. Bei Necturus, Proteus, Siren und einigen Salamandriden (Spelerpes fuscus) fehlt es, bei den Derotremen ist es vorhanden, bleibt aber auf das Dach der Nasenkapsel beschränkt (WIEDERSHEIM). Bei den Salamandriden wird der Knochen gewöhnlich von dem Ductus nasolacrimalis auf seinem Wege zur Haut durchsetzt. Bei Ellipsoglossa (naevia und nebulosa), Ranodon, Salamandrella, Dicamptodon finden sich nach WIEDERSHEIM 2 oder 3 Praefrontalia. Ellipsoglossa und Ranodon besitzen 2, ein Praefrontale anterius und ein Praefrontale posterius, von denen das vordere bei jungen Tieren von Ellipsoglossa noch in 2 zerfällt. Das vordere wird vom Thränennasengang durchsetzt (WIEDERSHEIM 1886).

Ueber das Verhältnis des einfachen Praefrontale zu dem doppelten ist nichts Sicheres zu sagen. P. und F. SARASIN (1890) fassen das Vorhandensein zweier Knochen als ursprüngliches Verhalten auf und nehmen für die übrigen Salamandriden eine Verwachsung beider Stücke zu einem an. Das vordere betrachten sie als das Homologon des Lacrimale der Stegocephalen und Amnioten. Wie weit diese Anschauung richtig ist, läßt sich zur Zeit noch nicht entscheiden.

Septomaxillare. Bei manchen Urodelen (Salamandra mac., Amblystoma, Spelerpes, Desmognathus, Plethodon; nach PARKER 1877 und 1882, sowie BRUNER 1901) kommt im Gebiete der Nasenkapsel ein Deckknochen vor, den PARKER als Septomaxillare bezeichnet. Nach BRUNER, der ihn neuerdings (als Intranasale) beschrieben hat, liegt er im hinteren Teil der Fenestra narina und wird von dem Ductus nasolacrimalis durchsetzt. Da BRUNER den Knochen auch in Fällen fand, wo außerdem noch ein vom Ductus nasolacrimalis durchsetztes Praefrontale vorhanden war (Plethodon, Desmognathus, Amblystoma), so folgt, daß die beiden genannten Knochen nichts miteinander zu thun haben. Dagegen könnte die Frage zur Erörterung kommen, ob etwa das Septomaxillare einem vorderen Praefrontale entspricht, wie

es in anderer Lagerung bei Ellipsoglossa und Ranodon besteht. Darüber läßt sich zur Zeit noch nichts Bestimmtes sagen; wahrscheinlich ist es allerdings nicht.

Paraquadratum. Mit dem Namen Paraquadratum bezeichne ich den großen Deckknochen, der bei den Urodelen auf der Außenfläche des Quadratums liegt und sich mehr oder weniger weit auf die Ohrkapsel heraufschiebt (Fig. 363). Seine Ho-

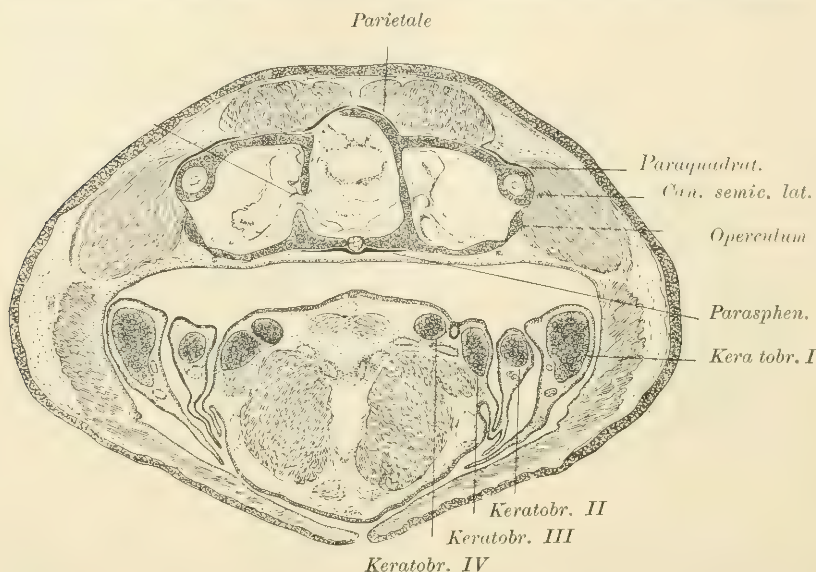


Fig. 363. Querschnitt durch die Labyrinthregion eines jungen, 8,2 cm langen Siredon pisciformis.

mologie (Squamosum oder Tympanicum?) ist noch nicht sicher ermittelt, und so wähle ich den von der Topographie hergenommenen, im übrigen rein provisorischen Namen. Genauer verfolgt ist seine Genese bisher nicht.

Quadratomaxillare. Medial von dem Paraquadratum, zwischen ihm und dem Quadratknorpel, liegt bei Larven von Triton taeniatus, bei Siredon pisciformis, Amphiuma (Modell von Prof. Norris), Necturus (Modell von Prof. Kingsbury) noch ein kleinerer Deckknochen, der somit eine Strecke weit das Paraquadratum vom Quadratknorpel trennt. Er wird von Osawa (1902) bei Crypobranchus als Tympanicum beschrieben. Seine Aehnlichkeit mit dem Quadratomaxillare der Anuren veranlaßt mich, ihm den gleichen Namen zu geben; eine spezielle Begründung der Homologie bleibt freilich noch Desiderat. Von dem genannten Knochen der Anuren unterscheidet er sich vor allem dadurch, daß er nicht nach vorn bis zum Maxillare reicht. Es ist mir aber nicht unwahrscheinlich, daß zwischen ihm und dem vorderen Fortsatz des Os quadratum, den Riese bei Tylototriton verrucosus beschreibt, eine Beziehung besteht. Dies sowie eine etwaige Beziehung zu dem Proc. jugalis des Quadratums der Apoden bleibt festzustellen.

β) Deckknochen am Mundhöhlendache. Die Topographie dieser Knochen verlangt eine andere Gruppierung als die oben (p. 711) gegebene. Es findet sich zunächst ein ausgedehnter unpaarer Knochen an der Schädelbasis, das Parasphenoid; ferner noch jederseits 2 Knochenbogen, deren Elemente wenigstens zum Teil Zähne tragen: der äußere (Oberkiefer-)Bogen, der den Mundrand begrenzt und aus dem Praemaxillare und dem Maxillare besteht, sowie der innere (Gaumen-)Bogen, der in seiner primitivsten Anordnung dem äußeren Bogen parallel verläuft und sich aus dem Vomer, Palatinum und Pterygoid zusammensetzt. Diese Stücke erleiden vielfache Lageveränderungen, die systematisch verwertet werden (lechriodonte, mekodonte Salamandriden).

Parasphenoid. Gehört mit zu den am spätesten auftretenden Knochen (bei Siredon, Salamandra, Triton). O. HERTWIG beobachtete es zu der Zeit, wo das Maxillare sich bildet, als eine dünne, gitterförmig durchbrochene Lamelle von ovaler Gestalt, die fast den ganzen Zwischenraum an der Schädelbasis zwischen Vomer, Palatinum und Pterygoid bedeckte. Es entsteht bei den genannten Formen als selbständige Schleimhautossifikation, ohne jede Beziehung zu Zähnen. Der Knochen schließt die basikraniale vordere Fontanelle von unten, liegt mit seinen Seitenrändern unter den Seitenwänden der Orbito-temporalregion, mit seinem hinteren Teil unter der knorpeligen Basalplatte, mit dem vorderen unter der Internasalplatte. Der hintere Teil tritt anfangs in Beziehung zur Chorda dorsalis, indem er den ventralen und lateralen Umfang derselben umwächst. —

Ein Zahnbesatz des Parasphenoids findet sich bei einer ganzen Reihe von lechriodonten Salamandriden, z. B. Plethodon, Spelerpes, Desmognathus u. a. WIEDERSHEIM (1875, 1877) stellte fest, daß bei Spelerpes die Sphenoidalzähne einer besonderen, durch Konkrescenz der Zahnsockel entstandenen Platte aufsitzen, die mit dem eigentlichen Parasphenoid nur lose verbunden ist. Es kommt somit auch bei Spelerpes das eigentliche Parasphenoid ontogenetisch ohne Beteiligung von Zähnen zur Ausbildung, und die subsphenoidale, das ganze Leben persistierende Zahnplatte ist eine sekundäre Bildung. Bei jungen Tieren von Spelerpes ist die Platte einheitlich, bei älteren wird sie durch Resorptionsprozesse von vorne her in der Mittellinie in 2 Hälften zerlegt (WIEDERSHEIM 1875).

Praemaxillare. O. HERTWIG unterscheidet am Praemaxillare (Siredon, Salamandra, Triton) 3 genetisch verschiedene Teile. Die Proc. praenasalis ist der zuerst gebildete Teil, eine Integumentossifikation, die im Corium an der Gesichtsfläche des Schädels entsteht und sich unten vor das vordere Ende des Trabekelhornes legt. Die Pars palatina entsteht durch Verschmelzung der Basalplättchen von embryonalen, in mehreren Reihen stehenden Zähnen, und ist somit eine Schleimhautossifikation. Anfangs stehen die Zähne einreihig, später fügen sich neue ein (vom inneren Rande aus, wo die Zahnleiste liegt) und die Stellung wird zweireihig, schließlich wird sie wieder einreihig. Der Proc. dentalis, der die Zähne trägt, ist zurückzuführen auf eine Ansammlung und Verschmelzung nicht resorbierter Zahnteile. Beim Zahnwechsel wird der Zahn unvollkommen resorbiert, lamellenartige Teile des Sockels bleiben zurück und bilden allmählich den Proc. dentalis. Dabei geht die mehrreihige Zahnstellung in die einreihige über. — Das Praemaxillare tritt erheblich früher auf als das Maxillare, wenn das Nasenskelett sich noch auf dem Zustande des ersten Gerüstes befindet; bei frisch ausgeschlüpften Axolotl- und Tritonlarven ist seine erste Anlage in Form von 2 kleinen Zähnchen bemerkbar, die noch lose in der Schleimhaut am Eingang der Mundhöhle stecken. Bei den Tritonen verschmelzen beide getrennt entstandenen Praemaxillaria zu einem einheitlichen Knochen.

Maxillare. Das Maxillare hat eine ganz ähnliche Entstehung wie das Praemaxillare (O. HERTWIG). Zunächst entsteht die Pars facialis als Integumentossifikation an der Gesichtsfläche des Schädels (am ventral-lateralen Umfang der Nasenkapsel); dazu kommen die Pars palatina als Verschmelzungsprodukt der Basalplatten von embryonalen, anfangs in einer, dann in mehreren Reihen stehenden Zähnen, und schließlich der Proc. dentalis als Bildung der beim Zahnwechsel nicht resorbierten Teile der Zahnsockel. Bei seiner Entstehung geht die mehrreihige Zahnstellung in die einreihige über. Das Maxillare tritt viel später auf als das Praemaxillare; bei frisch ausgeschlüpften Larven (Siredon und Triton) ist noch nichts von ihm vorhanden. Erst wenn das Praemaxillare schon eine beträchtliche Größe erreicht hat (Siredon von 2 cm Länge) beginnt das Maxillare zu entstehen. Bei Necturus, Proteus, Siren fehlt das Maxillare (WIEDERSHEIM). —

Vomer. Ist, wie das Palatinum und das Operculare, ein richtiger Zahnknochen, d. h. er entsteht durch Verschmelzung der Basalplättchen einer Anzahl von Zähnen (O. HERTWIG). Bei Embryonen kurz vor dem Auskriechen (Siredon, Triton, Salamandra) fand HERTWIG an Stelle des späteren Vomer unter dem Schädelbalken erst einen jungen Zahn; bei frisch ausgeschlüpften Larven liegt vorn unter dem vorderen Abschnitt der Trabekel ein sehr kleines Knochenblättchen mit einem Zahn; es wächst, indem sich ihm innen (von der Zahnleiste aus) successive neue Zähne anfügen. Zu bestimmter Zeit stellt somit der Vomer eine Knochenplatte dar, die über und über mit Zähnen besetzt ist. Dieser Zustand (der bei Siren lacertina zeitlebens erhalten bleibt) ändert sich bei den Salamandriden im Laufe der weiteren Entwickelung: die vielreihige Zahnstellung wird in eine zweireihige (ältere Siredonexemplare), oder einreihige (ausgebildete Salamandriden) reduziert. Dies geschieht in der Weise, daß Zähne, die bereits gebildet waren, durch Osteoclasten wieder zerstört werden, während die Knochenplatte, der sie aufsaßen, erhalten bleibt. Diese Knochenplatte kann in der Folge aber auch selbständig

wachsen und sich in eigener Richtung fortentwickeln, indem sie angrenzendes Schleimhautgewebe in den Verknöcherungsprozeß hineinbezieht. Bei den Tritonen verschmilzt der Vomer mit dem Palatinum zu einem Vomeropalatinum. Dasselbe ist wahrscheinlich auch bei vielen anderen Urodelen der Fall (s. Palatinum).

Palatinum und Pterygoideum. Bei Embryonen von Siredon, Salamandra, Triton kurz vor dem Ausschlüpfen fand Hertwig an der Stelle des späteren Palatinum (unter dem vorderen Abschnitt der Trabecula dicht hinter dem Vomer) zwei mit ihren Basen verschmolzene Zähnchen. Jung ausgeschlüpfte Larven besitzen bereits ein Knochenplättchen, das vorn 2 Zähnchen trägt, während es hinten zahnlos ist. Die vordere zahntragende Hälfte stellt die Anlage des Palatinums dar, die hintere zahnlose die des Pterygoids. Palatinum und Pterygoid hängen somit ursprünglich zusammen, und dieser Zusammenhang erhält sich auch noch bei älteren Larven.

Der vordere Abschnitt, der das Palatinum repräsentiert, entsteht nach dem Gesagten als richtiger Zahnknochen (wie der Vomer) aus einer Verwachsung von Zähnen und wächst durch Anfügung neuer Zähne am inneren Rande. Wie die anderen Zahnknochen (Vomer, Operculare) ist somit auch das Palatinum eine Zeit lang ein Knochen, der von vielen Reihen von Zähnen besetzt ist. Durch Resorption wird dieser Zustand bei älteren Exemplaren von Siredon in den zweireihigen, bei Salamandra (sehr spät) und Triton in den einreihigen übergeführt. Zugleich damit entsteht der Proc. dentalis, wie beim Praemaxillare (s. dieses). Der vielreihige Zustand, der somit als der primitivere aufzufassen ist, erhält sich dauernd bei Siren lacertina.

Der hintere Abschnitt, das Pterygoid, entsteht und wächst ohne Beteiligung von Zähnen durch Ossifikation des Schleimhautgewebes. Es trägt bei den Amphibien überhaupt niemals Zähne.) Seine Loslösung vom Palatinum (durch resorptive Tätigkeit von Osteoclasten) erfolgt bei Siredon (ältere Tiere), Salamandra (ca. 6,2—6,5 cm lange Larven), Triton (ca. 4 cm lange Larve von T. cristatus).

Bei Siredon behält das Pterygoid auch nach der Loslösung vom Palatinum seine ursprüngliche Lage, d. h. es bleibt dem Palatinum angeschlossen und bildet mit diesem und dem Vomer einen knöchernen Bogen, der innen vom Kieferrand und diesem parallel verläuft. Das Pterygoid lagert sich an die Ventralfläche des Proc. pterygoideus des Palatoquadratums (der aber erst später entsteht als der Knochen!).

Bei Salamandra und Triton erfolgen nach der Trennung der Knochen Lageveränderungen. Das Palatinum rückt nach seiner Loslösung weiter nach der Mittellinie zu und dehnt sich hier nach hinten weiter aus. Bei Triton verschmilzt es mit dem Vomer zum Vomeropalatinum. Das Pterygoid erleidet eine Lageveränderung, die mit der Stellungsänderung des Palatoquadratums in Zusammenhang steht. In dem Maße, als das Unterkiefergelenk nach rückwärts wandert, ändert auch das Pterygoid seine Stellung, indem es mit seiner vorderen Spitze seitwärts rückt.

Der Ontogenese zufolge ist (nach O. Hertwig) das Vorhandensein eines einheitlichen Pterygopalatinums als der primitive Zustand — für die Amphibien überhaupt — aufzufassen; dieser Zustand hält sich zeitlebens bei manchen Phanerobranchiaten (Necturus, Proteus). Bei Siren fehlt das Pterygoid; ebenso (Wiedersheim) bei allen mit Sphenoidalzähnen begabten lechriodonten Salamandriden. Bei den Derotremen ist nach Hertwig das Palatinum rückgebildet und fehlt; andere Autoren (z. B. Wiedersheim) lassen es auch hier mit dem Vomer verschmolzen sein. Ontogenetische Befunde fehlen.

Unsicher ist auch die Deutung der Zustände bei den lechriodonten Salamandriden. Während O. Hertwig für Plethodon ein Fehlen des Palatinums annimmt, läßt Wiedersheim diesen Knochen mit dem Vomer (wie bei Derotremen) verschmolzen sein. Auch hierüber fehlen genaue Angaben, wie denn auch die Umwandlung des primitiven Pterygopalatinbogens von Siredon in den von Amblystoma noch nicht bekannt ist.

Was die Anordnung der drei Knochen des Gaumenbogens, Vomer, Palatinum und Pterygoid, anlangt, so hält O. Hertwig den Zustand, den Siredon sowie Salamandra- und Tritonlarven zeigen, und wobei die 3 Knochen einen inneren, dem Oberkieferrande parallelen Bogen bilden, für den primitiven, von dem sowohl der mecodonte wie der lechriodonte Zustande der erwachsenen Salamandriden abgeleitet werden muß. Gegenüber den Zuständen bei Fischen ist hervorhebenswert, daß nur noch das Pterygoid in ein appositionelles Verhältnis zu einem Teile des Palatoquadratums (dem Proc. pterygoideus) tritt, während Vomer und Palatinum in verschiedener Weise topographische Beziehungen zum Nasenskelett gewinnen.

Knochen des Unterkiefers.

Im Bereiche des Unterkiefers können jederseits zur Ausbildung kommen: 2 Ersatzknochen und 3 Deckknochen. Die 2 Ersatzknochen sind das Articulare und das Mentomandibulare, Verknöcherungen des proximalen und distalen Endes des MECKEL'schen Knorpels; die 3 Deckknochen sind: Dentale, Operculare, Angulare. Das Operculare fehlt häufig; das Angulare kann mit dem Articulare verschmelzen.

Die speciellen Vorgänge bei der Bildung des Articulare und des Mentomandibulare wurden bisher nicht verfolgt. Letzteres, das Mentomandibulare, beschreibt PARKER von Proteus, auch HERTWIG erwähnt seines Vorkommens; bei Triton taeniatus habe ich es nicht feststellen können.

Von den Deckknochen des Unterkiefers besitzen das Dentale und das Operculare Beziehungen zu Zähnen und bilden 2 Zahnbogen, die dem äußeren und dem inneren Zahnbogen am Mundhöhlendache entsprechen. Ihnen gesellt sich das Angulare hinzu, das zu Zahnbildungen keine Beziehung besitzt.

Dentale. Gleicht in seiner Entwickelung nach O. HERTWIG wesentlich dem Prämaxillare und Maxillare. Es entsteht aus mehreren genetisch verschiedenen Teilen. Der zuerst gebildete Teil ist eine Integumentossifikation und liegt im Corium an der Gesichtsfläche des Schädels. Dazu kommt später ein zweiter Teil, der aus der Verschmelzung der Basalplättchen von Zähnen entsteht und somit eine Ossifikation der Schleimhaut darstellt. Anfangs ist die Zahnreihe einfach, später wird sie durch Einfügung neuer Zähnchen (von der innen gelegenen Zahnleiste aus) doppelt, um schließlich wieder in den einreihigen Zustand (durch Resorption) überzugehen. Die im Corium entstehende Lamelle ist bei Embryonen schon kurze Zeit vor dem Verlassen der Eihüllen als zarter Knochenstreifen an der Außenseite des MECKEL-schen Knorpels nachzuweisen. Die Zähne entwickeln sich bei frisch ausgeschlüpften Larven.

Operculare. Entsteht durch Verschmelzung von Zähnchen. Bei jung ausgeschlüpften Axolotl- und Tritonlarven wird es repräsentiert durch 3 Zähnchen, die mit ihren Basen einem Knochenblättchen aufsitzen und durch dasselbe zusammenhängen. Es liegt an der Innenseite des MECKEL'schen Knorpels. Sein Wachstum erfolgt in der Weise, daß sich ihm successive ein Zahn nach dem anderen anfügt, und zwar an der inneren Seite von der Zahnleiste aus. So entsteht ein Knochen mit zahlreichen, vielreihig stehenden Zähnen, wie er bei Siren lacert. dauernd bleibt. Schon frühzeitig machen sich Resorptionsvorgänge vom äußeren Rande her bemerkbar. Knochen- und Zahngewebe werden aufgelöst und die Zahl der Zähne dadurch reduziert. Bei Siredon wird auf diesem Wege die vielreihige Zahnstellung in eine zweireihige reduziert, bei Salamandra und Triton kommt es sogar bis zu einer völligen Auflösung der Zähne und des ganzen Operculare. Die Zahnleiste bildet sich zurück (O. HERTWIG).

Angulare. Entsteht ohne Beteiligung von Zähnen als ein anfangs (bei frisch ausgeschlüpften Axolotln und Tritonlarven) gitterförmig durchbrochener Knochenstreifen an der unteren und inneren Seite des proximalen Endes des MECKEL'schen Knorpels. O. HERTWIG zählt es zu den Integumentossifikationen.

Knochen des Hyobranchialskelettes.

Die Knochen des Hyobranchialskelettes sind in der Hauptsache Ersatzknochen, deren Bildung mit dem Auftreten cirkulärer perichondraler Knochenscheiden an den Teilen des Knorpelskelettes anfängt. Bei Amphiuma entsteht ein richtiger Deckknochen am medialen Umfange des Keratohyale (HAY).

Ueber die sehr wechselnde Ausdehnung der Ossifikation bei den einzelnen Urodelen s. die Schilderungen und Abbildungen bei J. G. FISCHER, WIEDERSHEIM, PARKER, DRÜNER. Die Verknöcherungen bei Triton taeniatus sind in Fig. 358 angegeben; es bleiben hier knorpelig: das vordere und hintere Ende der Copula, der Bügelknorpel, der vordere breitere Abschnitt sowie die hintere Spitze des Cornu hyale, die proximalen und die distalen Enden des Hypobranchiale I und des Keratobranchiale I, endlich das ganze Hypobranchiale II. Die übrigen Teile verknöchern. Bei vielen Salamandriden (aber nicht bei Triton) geht aus dem abgeschnürten gegabelten Ende des Copulastieles das Os thyreoideum oder Os triquetrum hervor. Der Deckknochen am Keratohyale von Amphiuma, von dessen Existenz ich mich an

einer Serie von Herrn Prof. Norris überzeugt habe, mag den Namen Parahyale erhalten; von Interesse wäre die Frage, ob zwischen ihm und der perichondralen Knochenhülse, die bei anderen Urodelen die partielle Verknöcherung der Keratohyale einleitet, eine Beziehung besteht.

Anuren.

Die Vorgänge der Schädelentwickelung bei den Anuren sind schon vielfach untersucht worden; zu Grunde gelegt wurden meist die Verhältnisse bei Rana fusca. Besonders gut ist die Entwickelung des Knorpelschädels bekannt, während über die Entwickelung der Knochen noch manche Punkte der Feststellung harren.

Die wichtigsten Arbeiten über das Anurencranium, seine Entstehung und Umwandlung, stammen von Dugès (1834), Martin St. Ange (1831), Reichert (1838), W. K. Parker (1871, 1876, 1877, 1881), Goette (1875), Stöhr (1881), Gaupp (1893 u. 1893*), Spemann (1898). Von den Arbeiten vor Dugès ist hauptsächlich von Wert die Monographie Rathke's über den Zungenbeinapparat, in der der Zungenbein- und Kiemenapparat, aber auch andere Teile, wie die Ohrcolumella, in ihrer Genese verfolgt werden. Für die Bildung der Nasenkapsel ist grundlegend die Arbeit von Born (1877). In der nachfolgenden Darstellung schließe ich mich hauptsächlich an Spemann, Stöhr und meine eigene Darstellung an.

Wie bei den Urodelen, so ist auch bei den Anuren der zuerst zur Ausbildung kommende Zustand des Kopfskelettes ein den Bedürfnissen des Larvenlebens angepaßter. Die speciellen hierdurch bedingten Einrichtungen sind sogar bei den Anuren noch weitergehend, als bei den Urodelen, so daß auch der Vorgang der Metamorphose mit viel ausgedehnteren Zerstörungs- und Umbildungsprozessen verknüpft ist, als bei jenen.

Während der ganzen Larvenperiode bildet in erster Linie das knorpelige Primordialcranium die festen Skeletteile des Kopfes. Es kommt in größerem Umfange zur Ausbildung als bei den Urodelen. Die Entwickelung der Knochen erfolgt, im Gegensatz zu den Urodelen, verhältnismäßig spät; die Knochen erlangen auch nicht in dem Maße wie bei vielen Urodelen das Uebergewicht über den Knorpelschädel: auch im ausgebildeten Zustande des Schädels bleibt das Knorpelcranium in größerem Umfange erhalten und besitzt eine sehr wesentliche Bedeutung.

I. Primordialcranium.

Die einzelnen Bezirke des Primordialcraniums werden successive sichtbar. Die meisten von ihnen sind dabei schon vor der knorpeligen Differenzierung erkennbar und abgrenzbar durch eine bestimmte dichtere Gruppierung der Zellen; bei einigen jedoch (mesotisches Gewebe) erfolgt die Verknorpelung unvermittelt, ohne daß eine solche Verdichtung vorherging.

Stöhr unterscheidet: 1) allererste Anlage, charakterisiert a) durch dicht stehende Zellen, die einen runden Kern und wenig Protoplasma haben, b) durch die relative Armut an Dotterplättchen. — 2) Weiter entwickelte Anlagen („Anlagen" kurzweg), charakterisiert a) durch eine dichtere Gruppierung der Kerne in kontinuierlichem Protoplasma, b) durch Färbung des ganzen Gewebszuges (nach Anwendung von Knorpelfärbungsmitteln, wie Bismarckbraun), c) durch die relative Armut an Dotterplättchen. — 3) Knorpel. — Das Gewebe, das Stöhr als „weiter entwickelte Anlage" bezeichnet, entspricht dem Vorknorpel anderer Autoren.

Die ersten Skelettanlagen im Bereiche des Kopfes treten bei Rana fusca, wie überall, relativ spät auf: bei Larven von ca. 5 mm Länge (Spemann), d. h. auf einem Stadium, das im übrigen dadurch charakterisiert ist, daß die äußeren Kiemen hervorzusprossen beginnen

und 5 Schlundfalten (als kompakte Falten) vorhanden sind. In der Umgebung dieser Falten und des Mundes zeigen sich die ersten Skelettanlagen. Zuerst sichtbar werden die Anlagen des 1. und 2. Visceralbogens, sowie die des sog. Suprarostrale. In der Schilderung stelle ich trotzdem auch hier das neurale Cranium voran.

Wie schon erwähnt, ist der erste Zustand des Kopfskelettes den Bedürfnissen des Larvenlebens angepaßt. Dies gilt in erster Linie, außer von dem schon genannten Suprarostrale, von den Visceralbogen, die denn auch bei der Metamorphose viel ausgedehnteren Zerstörungs- und Umbildungsprozessen unterworfen werden. Doch bleibt auch das neurale Cranium davon nicht unbeeinflußt. Namentlich die Ausbildung der Skeletteile der Ethmoidalregion findet erst zur Zeit der Metamorphose ihre Vollendung, und Neubildungsprozesse setzen gerade in dieser Region zur Zeit der Metamorphose mit besonderer Intensität wieder ein. Zerstörung, Umbildung und Neubildung sind die Vorgänge, die bei der Metamorphose sich im Bereiche des Knorpelcraniums abspielen, und die Ausdehnung, die die beiden erstgenannten erreichen, lassen die früher besprochene Bedeutung des Knorpelschädels als einer provisorischen Bildung ganz besonders deutlich hervortreten.

A. Neurales Cranium.

Erstes Gerüst. Im Gebiete des neuralen Craniums geht, wie bei den Urodelen, die Entwickelung des prächordalen Abschnittes der des chordalen Abschnittes voraus. Zuerst (Rana fusca von 7 mm Länge) erscheinen die Anlagen der Trabeculae baseos cranii, als 2 Streifen dichtgedrängter Zellen mit rundlichen Kernen, wenig Protoplasma und sehr geringer Menge von Dotterplättchen, die seitlich unter dem Gehirn in der Orbito-temporalregion gelagert sind. Ihr Zellmaterial soll nach Lundborg von einer Proliferation des ektodermalen Epithels am Dache der Mundhöhle stammen. Das Vorderende eines jeden Streifens biegt als Trabekelhorn um das Riechsäckchen nach unten und außen um und tritt mit der Anlage des Suprarostrale in Verbindung, die aber in der Differenzierung bereits etwas weiter vorgeschritten ist (s. Visceralskelett).

Von vorn nach hinten deutlich werdend erreichen die Trabekelanlagen anfangs die Chordaspitze nicht, so daß, wenn sie selbst schon erkennbar sind, die Chorda noch von indifferentem Gewebe umgeben wird. In der Folge schreitet aber die Gewebsverdichtung der Trabekel nach hinten vor und erreicht den seitlichen Umfang der Chorda, etwas hinter der Spitze derselben. Diese parachordale, mit dem Balken zusammenhängende Masse bildet die erste Anlage der Balkenplatte (Stöhr), d. h. des vordersten Abschnittes der chordalen Schädelbasis. Die Richtung der Trabekel setzt die Richtung der Chorda dorsalis ziemlich genau fort, es besteht also auch embryonal keine nennenswerte Winkelstellung zwischen den Trabekeln und der Chorda — entsprechend dem Mangel einer Kopfbeuge (Sewertzoff 1897.) — Bald erlangt nun auch das anfangs ganz fortsatzlose Palatoquadratum Verbindungen mit dem noch sehr primitiven prächordalen Schädelskelett. Es erfolgt zuerst vorn, hinter dem Riechsack, eine Verbindung zwischen Palatoquadratum und Trabekel durch die Commissura quadrato-cranialis anterior (Gaupp), und später sendet das Palatoquadratum dicht vor der Ohrgegend den Processus ascendens palatoquadrati gegen den Balken hin. Der Verknorpelungsprozeß führt zu einer festen Vereinigung der verschiedenen Teile. Vorn kommt es zu einer medialen Verbindung beider ursprünglich selbständigen Trabeculae durch die Internasalplatte (Stöhr; vordere Trabekularplatte, Gaupp) hinter den Riech-

säcken, ferner zu einer festen Verschmelzung der Commissura quadrato-cranialis anterior mit dem Schädelbalken, hinten zu einer solchen des Processus ascendens palato-quadrati mit einem sehr frühzeitig sich bildenden Schädelseitenwandabschnitt in der Gegend vor der Ohrblase (Fig. 364). Dieser Schädelseitenwandteil verknorpelt in un-

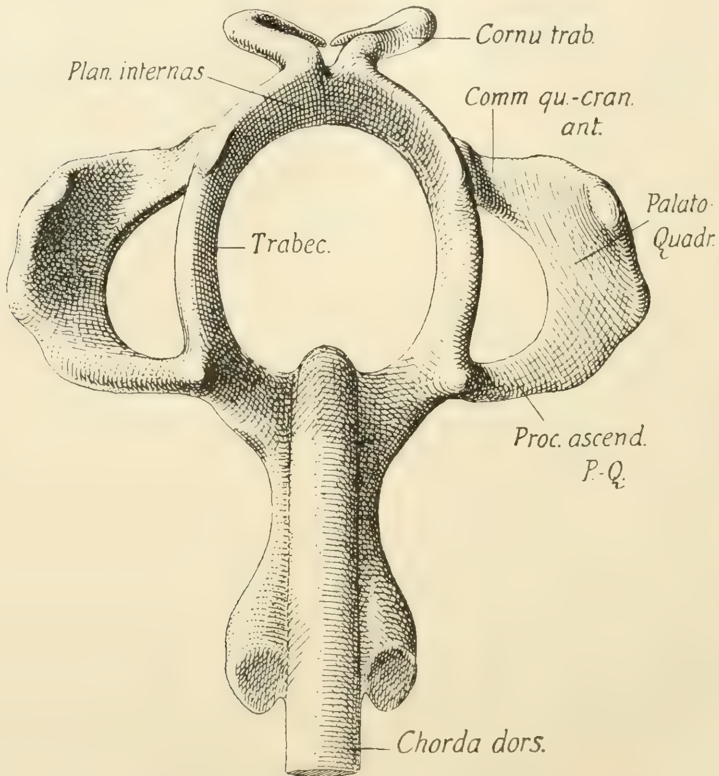


Fig. 364. Primordiales Neurocranium und Palatoquadratum einer etwa 7,5 mm langen Larve von Rana temporaria. Von oben gesehen. Vergr. ca. 65mal. (Nach einem Plattenmodell von Ph. Stöhr, unter Zugrundelegung der von Fr. Ziegler hergestellten Kopie des Originalmodelles.)

mittelbarem Anschluß an die Trabecula. Ein zweiter frühzeitig auftretender Schädelseitenwandabschnitt entsteht, ebenfalls in direktem Anschluß an den Schädelbalken, vorn, in der Gegend, wo die Befestigung der Commissura quadrato-cranialis anterior sich findet. Zwischen den beiden Trabekeln bleibt an der Schädelbasis eine weite Lücke, die vorn durch die Internasalplatte, hinten durch die beiderseitigen Balkenplatten begrenzt wird: die vordere basicraniale Fontanelle (Fenestra basicranialis anterior). In ihrem hintersten Abschnitt liegt die Hypophysis cerebri.

Die Differenzierung der Skeletteile im chordalen Schädelabschnitt folgt der im prächordalen nach. In Betracht kommen die Basalplatte mit dem aufsteigenden Teil der Occipitalregion, sowie die Ohrkapsel. Eine jede Hälfte der Basalplatte baut sich wie bei den Urodelen aus 3 hintereinander gelegenen Ab-

schnitten auf: der Balkenplatte, dem mesotischen Knorpel und der Occipitalplatte. Die Balkenplatte bildet sich, wie schon erwähnt, im Anschluß an das hintere Ende des Balkens, zeigt also etwas geringere Selbständigkeit gegenüber dem Balken als bei den Tritonen. Der mesotische Knorpel entsteht durch Verknorpelung des mesotischen Gewebes, einer Gewebsmasse, die hinter der Balkenplatte neben der Chorda dorsalis gelagert ist und lateralwärts in das die Ohrblase umgebende periotische Gewebe übergeht. Die Occipitalplatte endlich, d. h. der basale Abschnitt der Occipitalregion, wird sehr spät deutlich, zu einer Zeit, wo die davor befindlichen parachordalen Gewebsmassen schon verknorpelt sind. Sie geht bei der Verknorpelung dem aufsteigenden Abschnitt der Region beträchtlich voran; letzterer, der Occipitalpfeiler, folgt erst nach einiger Zeit nach. (In Fig. 365 ist zwar die Basis, aber noch nicht der aufsteigende Teil der Occipitalregion verknorpelt.) — Balkenplatte und mesotischer Knorpel bilden die Pars otica des Parachordale, die Occipitalplatte die Pars occipitalis. Im Gegensatz zu den Urodelen liegt bei den Anuren auch der mesotische Knorpel der Chorda direkt an. Beide Parachordalia vereinigen sich später an verschiedenen Stellen, teils über, teils unter der Chorda, und so entsteht die einheitliche Basalplatte.

Das mesotische Gewebe besteht aus spindelförmigen oder rundlichen Zellen mit ovalen oder runden Kernen und verknorpelt direkt, ohne vorknorpelige Stadien (wie Balken und Visceralskelett) zu durchlaufen. Es kommt in diesem Gewebe also nicht zu einer dichteren Gruppierung der Elemente, sondern die intercelluläre Substanz wird plötzlich in hyaline Knorpelmasse umgewandelt (Stöhr).

Das Occipitalskelett läßt bei seiner Entstehung einen metameren Aufbau nicht erkennen. Doch sind von Sewertzoff (1895) bei Pelobates fuscus 3 Somite im hinteren Kopfgebiet nachgewiesen, die alle 3, ebenso wie das 1. Rumpfsomit, wieder zu Grunde gehen. (Das vorderste rechnet S. schon zur prootischen Region, doch ist das nicht genauer bestimmbar.) Nerven kommen für die Kopfsomite nicht zur Entwickelung; der Nerv des 1. Rumpfsomites degeneriert mit diesem selbst. Der Occipitalpfeiler entsteht auf der Grenze zwischen dem 3. Kopf- und dem 1. Rumpfmyotom. Daß die Ausdehnung des Anurencraniums in kaudaler Richtung die gleiche ist wie die des Urodelencraniums, ist fraglos; es gelten somit auch für das Anurencranium die bei den Urodelen gemachten Bemerkungen. Occipitalnerven sind bei Anuren bisher nirgends gefunden worden.

Als selbständige Anlage der Ohrkapsel erscheint zuerst in dem das Labyrinth umgebenden periotischen Gewebe am lateralen Umfange des lateralen Bogenganges ein Knorpelherd, der sich nach vorn und hinten ausdehnt. So bildet er eine nach innen offene Schale um den äußeren Bogengang, die vorn und hinten kuppelförmig abschließt und sich in der Nähe beider Kuppeln mit der Basalplatte verbindet (vordere und hintere basicapsuläre Kommissur, Gaupp). Zwischen beiden Kommissuren, der Schale am äußeren Bogengang und dem lateralen Rande der Basalplatte bleibt eine große Lücke bestehen, die Fenestra basicapsularis (primäre Fenestra vestibuli). Die Basalplatte schiebt sich lateralwärts bis unter das häutige Labyrinth vor und bildet dementsprechend später einen Teil des Bodens der Ohrkapsel (Fig. 365).

Den Zustand eines Primordialcraniums, das die bisher geschilderten Teile ausgebildet besitzt, zeigt Fig. 365.

Weiterbildung der einzelnen Regionen. Die hauptsächlichsten weiteren Veränderungen, die das Chondrocranium erleidet, sind für die einzelnen Abschnitte recht verschieden: Vergrößerung des

schon bestehenden, formale Umbildung, Neubildung und Zerstörung sind nebeneinander wirksam.

Basalplatte, Occipitalregion. Die Basalplatte, die schon bei 15 mm langen Larven (R. fusca) ihre definitive Ausdehnung

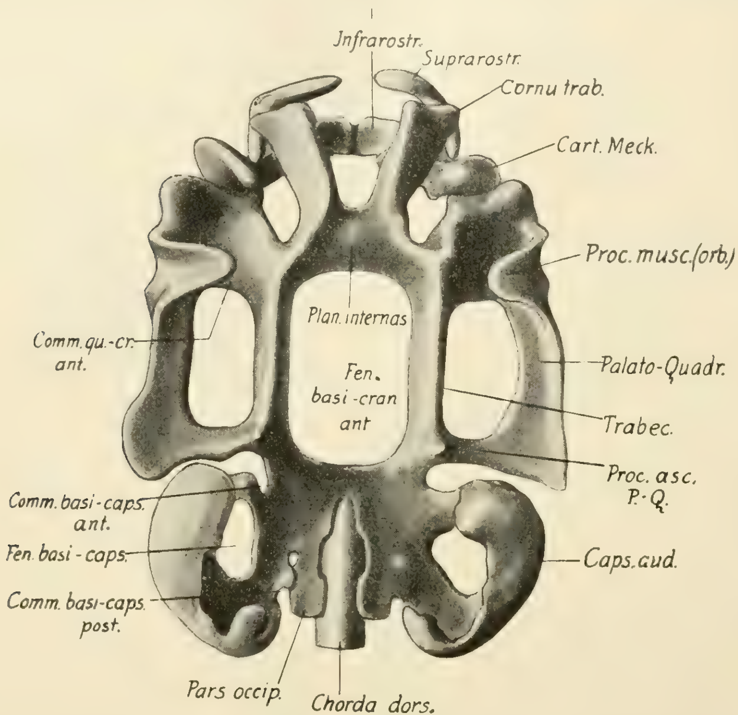


Fig. 365. Primordialcranium (ohne Hyobranchialskelett) einer 14 mm langen Larve von Rana fusca, nach Verschwinden der äußeren Kiemen. Dorsalansicht. Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (kopiert von F. Ziegler-Freiburg). Vergr. von Abbildung zu Modell = 2:3; demnach Vergr. etwa 35fach.

an der Chorda erlangt hat, verharrt eine Zeit lang auf diesem Zustand, und dann erst verknorpeln im Anschluß an ihre hinteren Partieen die Züge verdichteten Gewebes, die hinter der Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe jederseits aufsteigen. Indem dieser Occipitalpfeiler, der sich verjüngend etwa den halben Umfang des Centralnervensystems umgreift, mit der hinteren Ohrkapselkuppel verschmilzt, kommt ein geschlossenes Foramen jugulare zustande (für Glossopharyngeus, Vagus und einen perilymphatischen Gang).

Atlanto-occipitalverbindungen. Die vollkommene Abgliederung des Schädels gegen den 1. Wirbel vollzieht sich langsam, und der definitive Zustand ist erst nach der Metamorphose hergestellt. Aehnlich wie bei den Urodelen bilden sich zwei laterale Gelenkverbindungen und eine mediane Bandverbindung aus. Bei der Herstellung aller 3 Verbindungen ist das Occipito-vertebralgewebe beteiligt, das anfangs eine kontinuierliche Verbindung zwischen dem Atlas und der Basalplatte herstellt und median von der Chorda dorsalis auf ihrem Wege vom Atlas in die Basalplatte durchsetzt wird. Die seitlichen Partieen dieses Gewebes helfen die Condyli occipitales und die Gelenkpfannen des Atlas herstellen, die mittlere Partie bildet, verknorpelnd, einen kurzen medianen Höcker des 1. Wirbels (Tuberculum interglenoidale), in dem die Chorda (ohne vorher verknorpelt zu

sein) zu Grunde geht. Der hinterste Teil der Schädelchorda wird ventralwärts aus der Basalplatte verdrängt, indem die beiden Hälften derselben sich über ihm vereinigen, und bildet die Grundlage des Ligamentum apicis (atlantis), das von dem Tuberculum interglenoidale zur Ventralfläche der Basalplatte zieht. Bei Rana kommt es also zur Bildung einer medianen epichordalen Kommissur der Basalplatte, im Gegensatz zu der hypochordalen der Tritonen.

Schicksal der Chorda dorsalis und der Basalplatte. Das Schicksal der Schädelchorda ist nicht an allen Abschnitten das gleiche. Der vorderste Teil bildet sich ganz zurück und geht zu Grunde; ein dahinter gelegener mittlerer Abschnitt verknorpelt und geht in den Aufbau der Basalplatte ein. Der hinterste Teil wird in bereits geschilderter Weise aus der Basalplatte ausgeschaltet und bildet die Grundlage des Lig. apicis, das vom 1. Wirbel zur Schädelbasis zieht. In dem mittleren Teil tritt der Knorpel autochthon auf und zwar erst nach der Metamorphose; bei erwachsenen Tieren ist der Teil der Chorda, der in den Aufbau der Basalplatte übergegangen ist, nicht mehr als selbständige Knorpelpartie erkennbar. Die lateralen Teile der Basalplatte werden durch Knochen, das Pleuroccipitale und Prooticum jederseits ersetzt; bestehen bleibt nur eine kreuzförmige Synchondrose: der Längsschenkel des Kreuzes liegt median, die beiden Hälften des Querschenkels trennen auf beiden Seiten das Pleuroccipitale vom Prooticum, können bei sehr alten Tieren auch verknöchern (bei Rana fusca häufiger als bei R. esculenta). Der Gelenküberzug auf den Condyli occipitales bleibt natürlich auch knorpelig.

Ohrkapsel. Die Veränderungen in der Labyrinthregion bis zum Eintritt der Verknöcherung bestehen in der vollkommneren Verknorpelung der Ohrkapsel, wobei die anfangs bestehenden weiten Oeffnungen eine beträchtliche Einengung erfahren. Auch Deckenbildungen über dem der Labyrinthregion zufallenden Teil des Cavum cranii kommen zustande. Von 2 Seiten geht die knorpelige Umschließung des häutigen Labyrinths und des perilymphatischen Raumsystems aus: 1) von der Seite der Chorda (mesotischer Knorpel, Stöhr), 2) vom äußeren Umfang des lateralen Bogenganges (periotischer Knorpel).

Im Anschluß an den mesotischen Knorpel erfolgt die knorpelige Umschließung der medial-ventralen Teile des mittleren Labyrinthabschnittes, während im Anschluß an den periotischen Knorpel, der anfangs eine Knorpelschale des äußeren Bogenganges darstellt (Fig. 365) die knorpelige Umwandung der lateralen sowie der hinten und vorne gelegenen Teile des häutigen Labyrinthes vor sich geht. Doch schreitet der Verknorpelungsprozeß nicht gleichmäßig an allen Stellen vor, sondern gewisse Bezirke gehen voraus und bilden dann ihrerseits wieder gewissermaßen „Centren“ von denen der Verknorpelungsprozeß sich weiterhin ausbreitet. So verknorpelt frühzeitig eine obere Randleiste, die die vordere und die hintere Kuppel miteinander verbindet und am medial-dorsalen Umfange des Labyrinthes liegt. Von ihr aus erfolgt dann die Verknorpelung der Decke, sowie eines Teiles der medialen Wand der Ohrkapsel. In dem Auftreten der verschiedenen auf der Grenze zwischen einzelnen Abschnitten gelegenen Knorpelpartieen glaubte ich (1893) gewissermaßen die Tendenz befolgt zu sehen, zunächst die Grundlinien für die gesamte Kapsel anzulegen, so daß nach Schaffung dieses vorläufigen Gerüstes die Verknorpelung allmählicher erfolgen kann.

Die verschiedenen Gebilde, die durch die Ohrkapselwände hindurch treten, werden zuerst in weitem Umkreise vom Knorpel umzogen, dann werden diese Oeffnungen immer mehr eingeengt und eventuell in mehrere zerlegt. Von der sehr weiten Oeffnung, mit der anfangs das Schädelcavum in das Labyrinthcavum übergeht, wird zunächst ein größerer, hinten und basal gelagerter Abschnitt als ein großes Foramen perilymphaticum commune abgetrennt, das aus der Labyrinth- in die Schädelhöhle führt. Später erfolgt eine weitere Zerlegung dieses Foramens in zwei: ein vorderes Foramen perilymphaticum superius, das aus der Labyrinthhöhle direkt in die Schädelhöhle führt, und ein hinteres, das als Foramen perilymphaticum inferius mehr nach der Gegend des Foramen jugulare hin blickt, später sogar direkt in dieses Foramen einmündet. Nach Abtrennung

des Foramen perilymphaticum commune bleibt noch eine sehr große Lücke in der medialen Ohrkapselwand, durch die beide Acusticusäste und der Ductus endolymphaticus treten, und die erst

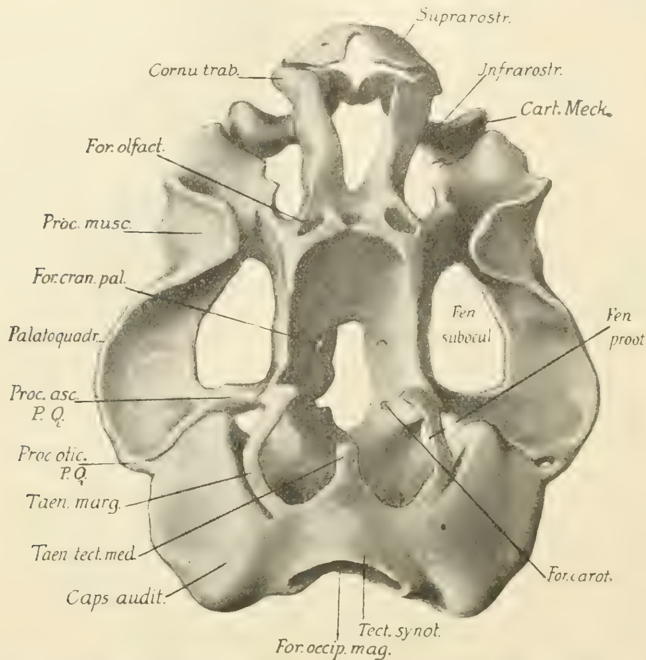


Fig. 366. Primordialcranium (ohne das Hyobranchialskelett) einer 29 mm langen Larve von Rana fusca; Dorsalansicht. Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (kopiert von F. Ziegler-Freiburg). Verhältnis von Abbildung zu Modell = 1:3; also Vergr. etwa 17fach. Von den Nerven wäre zu erwähnen: der Trigeminus, Abducens und Facialis treten durch die große Fenestra prootica aus; der Oculomotorius besitzt bereits ein eigenes Foramen in der Schädelseitenwand, dessen Lage auf der linken Seite der Figur durch einen Schatten (vor dem Proc. ascendens Palatoquadrati) angedeutet ist. Opticus und Trochlearis ziehen noch oberhalb des oberen Trabekelrandes hinweg nach außen.

später in einzelne Foramina (For. endolymphaticum, For. acusticum anterius, For. acusticum posterius) zerlegt wird. Es erfolgt also auch bei den Anuren die Bildung der medialen Ohrkapselwand zuletzt (s. p. 583 u. 664). Im Innern der Ohrkapsel bilden sich 3 Septa semicircularia und trennen die 3 Bogengangsräume unvollkommen von dem großen Hauptraum ab. Als späte Bildung entsteht außen am lateralen Bogengang die Crista parotica, in der Hauptsache als Verdickung der Ohrkapselwand. Doch erfährt sie später durch die Anlagerung des Palatoquadratums eine Verbreiterung.

Die verschiedenen Knorpelbildungen an der Decke der Schädelhöhle in der Labyrinthregion (Tectum synoticum, hintere Teile der Taeniae marginales, Taenia tecti medialis; s. Fig. 366) entstehen durch lokale Verknorpelung der vorher nur häutigen Schädeldecke. Die hinteren Teile der Taeniae marginales (die vorderen gehören der Orbito-temporalregion an) sind anfangs von den oberen Ohrkapselrändern getrennt, später verschmelzen sie mit denselben.

Columella auris. Von den beiden Stücken, die den schallleitenden Apparat oder die Columella auris der Anuren zusammensetzen, nenne ich den runden Deckel Operculum, das selbständige Stäbchen aber Plectrum. Bisher wurde das Stäbchen häufig allein als Columella bezeichnet und dem Operculum gegenüber-

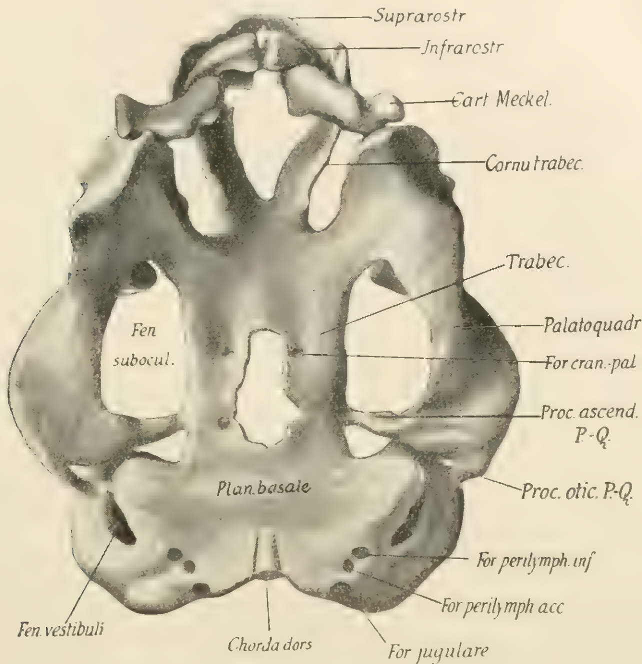


Fig. 367. Dasselbe Objekt wie Fig. 366; Ventralansicht.

gestellt, ein Verfahren, das offenbar eine Inkongruenz der Bezeichnungen der schallleitenden Teile bei den Anuren und den anderen Wirbeltieren schuf. Einige Hauptbesonderheiten des schallleitenden Apparates bei den Anuren habe ich an anderem Orte (1899) zusammengestellt. Hier sei vor allem daran erinnert, daß das Operculum der konstanteste Teil des Apparates ist, während das Plectrum fehlen kann (z. B. bei Bombinator, sowie bei Phryniscus laevis und Phryniscus varius, nach W. K. Parker 1881). Wo das Plectrum vorhanden ist, ist gewöhnlich sein proximales Ende gelenkig mit dem Operculum verbunden, das distale Ende in ein Trommelfell eingelassen. Das Trommelfell wieder spannt sich in einem besonderen knorpeligen Anulus tympanicus aus, der genetisch zum Palatoquadratum gehört und daher bei diesem zu schildern ist. So bei Rana. Bei diesen Formen ist denn auch gleichzeitig eine Paukenhöhle vorhanden. Bei den oben genannten 3 Formen (Bombinator, Phryniscus laevis und Phr. varius) fehlen dagegen mit dem Plectrum auch Paukenhöhle, Trommelfell und Anulus tympanicus. Weitere Besonderheiten s. an dem angegebenen Orte.

Die Entwickelung des Operculums und des Plectrums ist schon vielfach untersucht worden (Huschke 1824, H. Rathke 1832, Reichert 1838, Parker 1871, 1876, Huxley 1875, Cope 1889, Villy 1890, Killian 1890, Gaupp 1893). Die Resultate der neueren Untersucher stimmen in den wesentlichsten Punkten überein. Bei der nachfolgenden Schilderung schließe ich mich meinen eigenen Darstellungen (1893, 1899) an.

Die primäre Fenestra vestibuli (Fen. basicapsularis, s. p. 721) verkleinert sich im Laufe der Entwickelung zunächst auf eine sekundäre Fenestra vestibuli. In dem Verschlußgewebe dieser sekundären Fenestra treten auf: 1) das Operculum, 2) die Pars interna plectri. — Das Operculum geht dem Plectrum in der Ent-

wickelung voraus: es bildet sich noch mitten während des Larvenlebens, während das Plectrum erst zur Zeit der Metamorphose auftritt und selbst nach Beendigung derselben noch keineswegs fertig ausgebildet ist. Das Operculum entsteht durch eine selbständige Verknorpelung des Gewebes, das den größeren hinteren Abschnitt der sekundären Fenestra vestibuli schließt (R. fusca von ca. 30 mm). In dem vorderen sichelförmigen Abschnitt der sekundären Fenestra vestibuli, der vom Operculum frei gelassen ist, entsteht als zweite selbständige Verknorpelung die Pars interna plectri, die aber bald in knorpeligen Zusammenhang mit dem unteren Rande der Fenestra tritt. Die Verknorpelung beginnt erst gegen das Ende der Metamorphose und folgt dann einem Zuge dichteren Gewebes, der sich bis zum Palatoquadratum erstreckt. Durch die Stellungsänderung des Palatoquadratums, die mit einer Zerstörung seiner hinteren Abschnitte beginnt, gelangt das distale Ende dieses Gewebszuges in engere Beziehungen zur Tuba auditiva und wird von dieser zur Haut abgelenkt, wo es dann, aussen vom blinden Tubaende, umzogen vom Anulus tympanicus, liegt. Die Verknorpelung des ganzen Stranges schreitet in centrifugaler Richtung, d. h. von der Labyrinthkapsel aus gegen die Peripherie vor, und nur die Verknorpelung des äußersten Teiles (Pars externa plectri) erfolgt mehr selbständig (Cope, Gaupp). Zwischen der Pars externa plectri und dem Teil der Crista parotica, der genetisch zum Palatoquadratum gehört (p. 736), tritt eine sekundäre Verbindung durch den Processus ascendens plectri auf. — Nach der Metamorphose findet eine Verengerung der sekundären Fenestra vestibuli auf die definitive Fen. vest. statt, die nur ungefähr der hinteren Hälfte der sekundären entspricht. Der vordere Abschnitt der sekundären Fenestra wird in eine Grube verwandelt, in der der (perilymphatische) Ductus fenestrae vestibuli liegt, und die von der Pars interna plectri ebenso bedeckt wird, wie die Fenestra vestibuli selbst vom wahren Operculum.

Für die Auffassung des Gewebsstranges, in den hinein sich das knorpelige Plectrum entwickelt, ist von Bedeutung, daß der N. facialis über ihn hinwegtritt. Huxley (1875) homologisiert ihn daraufhin dem Lig. suspensorio-columellare der Urodelen, was durch die auf p. 696 mitgeteilten Thatsachen eine Einschränkung dahin erleidet, daß nur ein Bandzug, wie ihn z. B. Necturus zeigt, für jene Homologie in Frage kommt. Bezüglich der Verlaufsänderungen, die der R. hyomandibularis des N. facialis und der sich mit ihm vereinigende R. communicans des N. glossopharyngeus erleiden, verweise ich auf meine Arbeit (1893). — Die selbständige Verknorpelung der Pars externa plectri wurde von Cope (1888) zuerst beschrieben; ich habe sie mehrfach bestätigt gefunden. Die Bedeutung dieses Fundes ist noch nicht klar; bemerkenswert ist, daß auch bei anderen Amphibien etwas ähnliches vorzuliegen scheint (Ichthyophis nach Peter).

Mit dem Hyale hat weder das Operculum noch das Plectrum ontogenetisch etwas zu thun: dasselbe befindet sich beim Auftreten beider noch im vorderen Teil der Orbito-temporalregion in Verbindung mit dem Palatoquadratum.

Orbito-temporalregion. Die Fortbildungen, die das Skelett der Orbito-temporalregion von dem in Fig. 365 dargestellten Zustande aus erleidet, sind sehr beträchtlich. Aus dem früh-larvalen Verhalten, das durch das Vorhandensein der beiden dicken basalen Schädelbalken zur Seite einer großen basikranialen Fontanelle charakterisiert ist, geht schließlich das definitive hervor, ausgezeichnet durch einen kontinuierlichen Boden, hohe kontinuierliche, nur von Nervenlöchern durchbohrte Seitenwände und selbst einige Deckenspangen über der Schädelhöhle.

Der Boden verknorpelt im Anschluß an die Ränder der basikranialen Fontanelle, und zwar hauptsächlich von den Seiten (Trabekel), aber auch von vorn (Internasalplatte) und von hinten (Basalplatte). Die Trabekel behalten ihre zueinander parallele Lage bei; es entsteht ein plattbasischer Schädel, dessen Boden durch Verknorpelung des intertrabekulären Gewebes zu stande kommt. Der hinterste Teil der ursprünglichen Fontanelle, der die Hypophysis cerebri eingelagert enthielt, ist erst nach der Metamorphose vollständig geschlossen. Bei der Verknorpelung des Bodens bleiben 2 Foramina ausgespart: ein hinteres, das (primäre) Foramen caroticum, durch das die A. carotis interna in den Schädelraum eintritt und ein vorderes (For. cranio-palatinum), durch das ein Ast dieser Arterie aus dem Cavum cranii heraus an das Dach der Mundhöhle tritt (Fig. 366 und 367; das For. caroticum der linken Seite ist auf dem abgebildeten Modell noch nicht völlig geschlossen, sondern bildet erst eine Incisur). Beide Foramina erleiden weiterhin beträchtliche Veränderungen. Das Foramen caroticum verschmilzt mit dem über dem Schädelbalken gelagerten Foramen N. oculo-motorii (durch das auch die A. ophthalmica austritt), indem der trennende Trabekelabschnitt zu Grunde geht. Dadurch wird der Abschnitt der Carotis bis zur Abgabe der Ophthalmica wieder aus der Schädelhöhle ausgeschlossen, so daß im ausgebildeten Zustande die A. carotis cerebralis durch das Oculomotoriusloch in das Schädelcavum tritt, nachdem sie (außerhalb der Schädelhöhle) die A. ophthalmica abgegeben hat. Manchmal trennt sich später von dem Oculomotoriusforamen noch der Teil, den die A. carotis cerebralis passiert, ab: das so entstandene Carotisloch hat aber nichts mit dem primären, larval vorhandenen zu tun. Nur dieses letztere, das an der Schädelbasis zur Seite der Hypophysis cerebri liegt, entspricht dem Foramen caroticum, das bei Sauropsiden und Säugern die Basis des Primordialcraniums durchsetzt. Das Foramen craniopalatinum verschwindet nach der Metamorphose, ebenso wie die A. cranio-palatina, die früher durch das Foramen hindurchtrat.

Die ersten Abschnitte der Seitenwand entstehen auf der vorderen und hinteren Verbindungsstelle des Schädelbalkens mit dem Palatoquadratum. Die zwischen diesen beiden Stellen befindliche Partie der Schädelwand verknorpelt zum Teil im Anschluß an den Schädelbalken nach aufwärts, zum Teil von einer oberen Randleiste (vordere Hälfte der Taenia marginalis) aus, die sich zwischen den oberen Teilen jener zuerst entstandenen Wandstücke bildet. Hier wiederholen sich also Verhältnisse, wie sie sich auch bei Selachiern, Ganoiden und Urodelen (Necturus) finden. Der N. opticus, N. oculomotorius und N. trochlearis werden in besondere Foramina der Schädelseitenwand eingeschlossen. (Ueber die späteren Beziehungen des primären For. caroticum zum For. oculomotorium s. oben.) Noch bevor die kontinuierliche Schädelseitenwand sich gebildet hat, erfolgt eine Vereinigung des hinteren (der Labyrinthregion angehörigen) Abschnittes der Taenia marginalis mit der oberen Partie des hinteren Schädelseitenwandpfeilers, wodurch eine große Fenestra prootica zu stande kommt. Der N. trigeminus, N. facialis und N. abducens treten durch dieselbe aus (Fig. 366). Später verwächst der laterale Rand der Taenia marginalis mit dem oberen Ohrkapselrand und ebenso der Hinterrand der orbito-temporalen Schädelseitenwand mit der Ohrkapsel. Dadurch wird die anfangs weite Fenestra prootica auf ein enges Foramen prooticum verkleinert. Daß mit dem Trigeminus auch der Abducens durch dieses For. prooticum hindurchtritt, entspricht dem Verhalten bei allen Amphibien; der Anschluß des Facialis an den Trigeminus ist dagegen eine Besonderheit der Anuren (nicht aller). Er läßt sich erklären durch die Annahme, daß die Knorpelbrücke, die bei manchen Urodelen (Amphiuma, Siredon) die beiden Nerven trennt, bei den Anuren nicht zur Ausbildung gelangt.

Die Bildung des Bodens und der Seitenwand vollzieht sich, dem Gesagten zufolge, in ähnlicher Weise wie die Bildung der Ohrkapsel: es entsteht zuerst ein Gerüst, das in großen Zügen die definitive Form vorzeichnet und sich aus einzelnen Spangen zusammensetzt, welche die Nerven- und sonstigen Oeffnungen weit umkreisen. Erst später findet eine Einengung dieser Oeffnungen von den Rändern her statt.

Die Trabekel (abgesehen von dem zu Grunde gehenden Stück zwischen For. caroticum und For. N. oculomotorii) erleiden während der Ausbildung des Bodens und der Seitenwand der Orbitalregion beträchtliche formale Umwandlungen. Sie verlieren in dem Maße an Mächtigkeit, als die Verknorpelung des Gesamtcraniums Fortschritte macht, und zwar dadurch, daß sie einer partiellen Resorption unterliegen und auf diese Weise in ihrer Dicke den übrigen Teilen des Bodens und der Seitenwand gleich gemacht werden. Darin prägt sich deutlich aus, daß die Trabekel in der kräftigen Ausbildung, die sie bei Anuren anfangs haben, speziell für das Larvenleben bestimmt sind, besonders wohl, um das feste Widerlager für den Kieferapparat zu bilden.

Daß hierin ihre Hauptbedeutung liegt, erhellt daraus, daß sie schließlich als besondere Elemente verschwunden sind, wenn der Suspensorialapparat seine Befestigung von ihnen ganz auf die Ohr- und Nasenkapsel verlegt hat. In dieser Wandlung, die sie durchmachen, bieten sie ein interessantes Beispiel für die auch an dem Trabekelhorn und dem Infrarostrale zum Ausdruck kommende Erscheinung, daß für die Larvenperiode der Anuren gewisse Teile massiger angelegt werden, als für das Bedürfnis des definitiven Zustandes nötig ist, und daß erst in der Metamorphose die Reduktion auf das notwendige Maß erfolgt, dadurch, daß die definitive Form wie aus dem Block erst herausgearbeitet wird (Gaupp 1893, 1901).

Eine kontinuierliche knorpelige Decke über dem Cavum cranii kommt in der Orbito-temporalregion nicht zur Ausbildung, es bildet sich nur im hinteren Teil der Region eine quere Deckenspange (Taenia tecti transversalis), die sich nach hinten mit der Taenia tecti medialis der Labyrinthregion in Verbindung setzt und nach vorn hin noch einen kurzen medianen Fortsatz entwickelt. Die genannte Spange entsteht gewöhnlich durch gleichmäßiges Vorschreiten der Verknorpelung von den oberen Rändern der Seitenwände aus nach innen; hin und wieder aber verknorpelt auch die mittlere Partie ganz selbständig. Es handelt sich also auch hier (wie auch bei der Bildung des Bodens und der Seitenwand) um eine lokale Verknorpelung eines schon vorher vorhanden gewesenen Gewebes, nicht aber um ein wörtlich zu nehmendes „Vorwachsen" des Knorpels der Seitenwände. Die Taenia tecti transversalis entspricht der Epiphysarspange der Teleostier.

Ethmoidalregion. Die Ausbildung des Skelettes der Ethmoidalregion, das bei dem erwachsenen Frosch eine so hohe Entwickelung und Komplikation aufweist, vollzieht sich ziemlich spät. Während des größten Teiles der Larvenperiode bestehen in der Ethmoidalregion nur die beiden aus der Internasalplatte heraus-

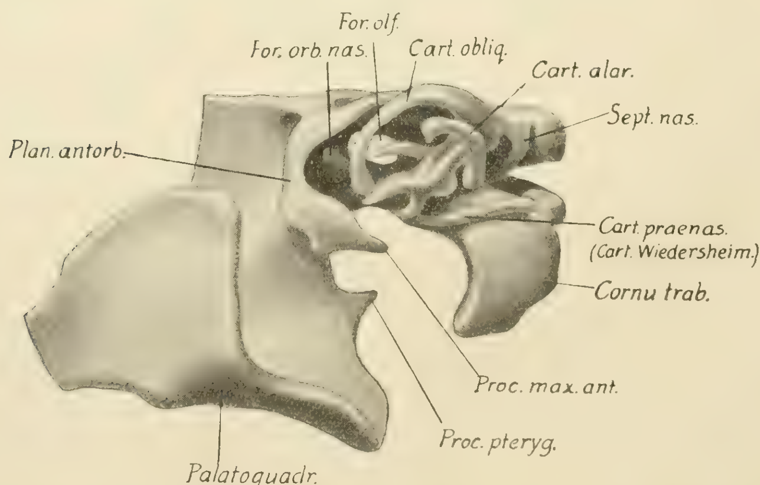


Fig. 368. Anlage des Nasenskelettes der rechten Seite über dem intakten Trabekelhorn, von einer 37 mm langen Rana fusca gegen Ende der Metamorphose (ganze Länge 37 mm, Schwanz 22 mm, hintere Extremitäten kräftig). Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Plattenmodelle. Verhältnis von Abbildung zu Modell = 1:2; demnach Vergr. 25fach.

tretenden Trabekelhörner, die an ihren vorderen Enden die Suprarostralia tragen (Fig. 365, 366, 367). Von diesen Teilen gehen während der Metamorphose die Suprarostralia sowie die vorderen Hälften der Trabekelhörner völlig zu Grunde; die Internasalplatte sowie die hinteren Hälften der Trabekelhörner bleiben — wenigstens teilweise — erhalten, nachdem sie vorher in den Aufbau des Nasen-

skelettes einbezogen wurden. Die Bildung des Nasenskelettes beginnt zu einer Zeit, wo die Trabekelhörner noch völlig intakt, und die Suprarostralia noch in Funktion sind, über den hinteren Teilen der Trabekelhörner (Fig. 368).

Auch bei Rana liegen in jungen Stadien die Nasensäcke weit lateral, in beträchtlicher Entfernung von der Mittelebene. (Anfangs liegen sie sogar neben dem Gehirn, erst später finden sie sich apicalwärts von demselben.) Die Choane liegt seitlich von der Internasalplatte vor der Commissura quadr.-cran. ant., die übrigen Teile liegen im wesentlichen lateral von der hinteren Hälfte des Trabekelhornes, ragen aber über dessen obere Kante dorsalwärts empor (Fig. 369—371). Erst später dehnen sie sich etwas mehr auf die Oberfläche der Trabekelhörner aus. Es besteht also anfangs wie bei Urodelen ein Internasalraum zwischen den Innenwänden beider Nasensäcke.

Zuerst erfolgt der vordere Abschluß des Cavum cranii gegen den Internasalraum durch eine Präcerebralplatte, die zwischen den beiderseitigen Nn. olfactoriis entsteht und sich über diesen Nerven mit dem vordersten Abschnitt der orbitalen Schädelseitenwand in Verbindung setzt.

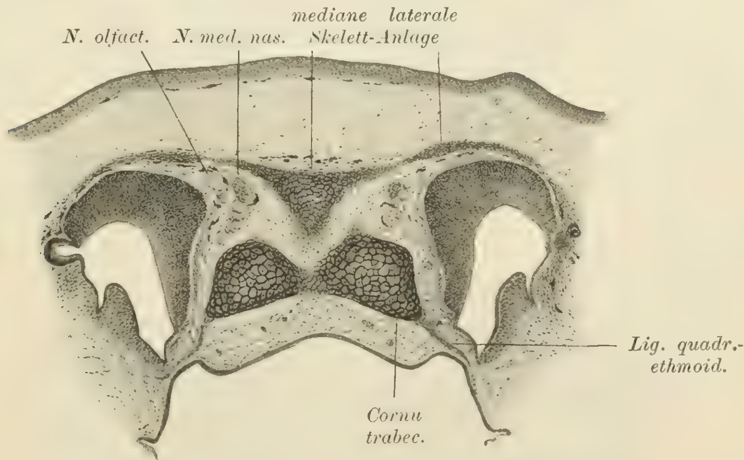


Fig. 369. Querschnitt durch den hinteren Teil der Ethmoidalregion einer vor der Umwandlung stehenden Larve von Rana fusca. Anlage des Nasenskelettes über den intakten Trabekelhörnern. Vergr. 30mal. (Der Schnitt geht gerade noch durch den vordersten Rand der Internasalplatte hindurch.)

Wie Fig. 366 zeigt, entsteht dabei zuerst medial von jedem N. olfactorius ein Pfeiler, der sich einerseits über dem Nerven mit der orbitalen Schädelseitenwand verbindet (wodurch das For. olfactorium zu stande kommt) und andererseits auch mit seinem Partner eine dorsale Verbindung eingeht. So kommt wie bei Urodelen (Fig. 349, a. p. 694) eine Fenestra praecerebralis zu stande, die aber alsbald, im Gegensatz z. B. zu Triton, durch Verknorpelung des sie ausfüllenden Schleimgewebes verschlossen wird. So wird die Präcerebralplatte vollständig.

Alsdann kommt es zur Bildung des Planum antorbitale, d. h. der hohen Knorpelwand, die die Hinterwand der Nasenkapsel bildet und die Nasenhöhle von der Orbita trennt. An ihrer Bildung ist die Commissura quadrato-cranialis anterior nicht beteiligt, vielmehr entsteht der Knorpel neu, in dem Winkel zwischen der genannten Kommissur und der Schädelseitenwand. Der Knorpel, der dem Antorbitalfortsatz der Urodelen entspricht, bildet hier bei den Anuren das hohe Planum antorbitale fast allein (während

dieses bei den Urodelen zum größeren Teil durch den von der Decke aus herabwachsenden Knorpel gebildet wird) und entwickelt außen 2 Fortsätze, den Processus maxillaris anterior und den Processus maxillaris posterior, von dem sich der letztere gegen das Ende der Metamorphose mit dem Processus pterygoideus des Quadratknorpels in Verbindung setzt (Fig. 372, a. p. 736).

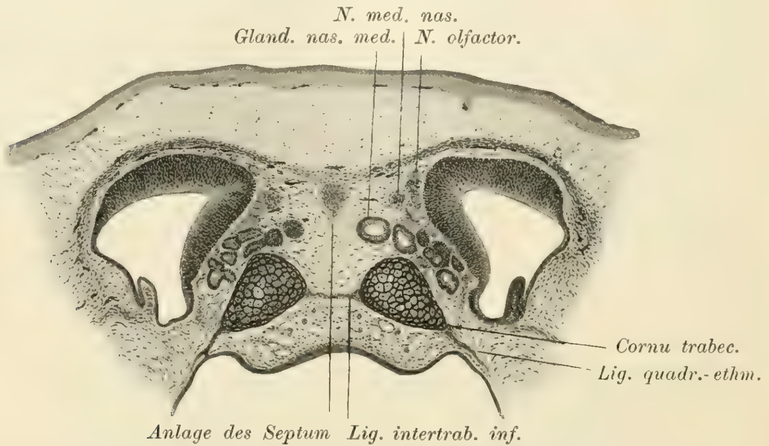


Fig. 370. Querschnitt wie Fig. 369; etwas weiter vorn. Vergr. 30mal.

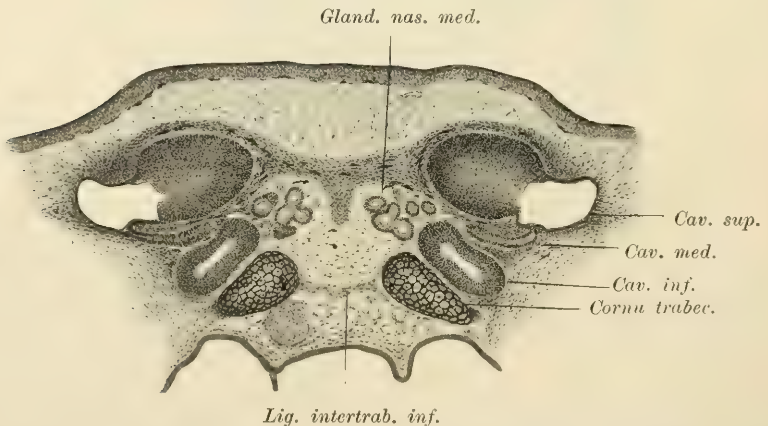


Fig. 371. Querschnitt wie Fig. 369 u. 370; noch weiter vorn. Vergr. 30mal.

Zwischen dem oberen Rande des Planum antorbitale und der Decke der Nasenkapsel, die sich mit seinem oberen Rande verbindet (Fig. 372), bleibt ein For. orbitonasale, durch das der erste Trigeminusast aus der Augen- in die Nasenhöhle tritt. Auch dadurch erweist sich das Planum antorbitale als eine dem Proc. antorbitalis der Urodelen entsprechende Bildung; sein spätes Auftreten bei den Anuren hängt wohl mit der späten Ausbildung des Geruchsorganes und mit dem Vorhandensein der Commissura quadrato-cranialis anterior zusammen.

Das gesamte, vor der Ethmoidalplatte und der Antorbitalplatte gelegene Nasengerüst entsteht aus einer unpaaren medianen und zwei seitlichen paarigen Anlagen. Das unpaare auf dem Querschnitt T-förmige Septum (Fig. 369—371) bildet sich im Anschluß an die Prä-

cerebralplatte von hinten nach vorn durch Verknorpelung des medianen, zwischen beiden Nasensäcken gelegenen Schleimgewebes; die beiden seitlichen Anlagen verdichten sich aus dem perirhinischen Gewebe, das die Nasensäcke umgiebt. Zunächst bildet sich, vom oberen Rande des vordersten Teiles der orbitalen Schädelseitenwand (lateral vom For. olfactorium) an nach vorn hin eine Decke, deren Innenrand anfangs frei ist und erst sekundär mit der oberen Querleiste des Septums verschmilzt (Fig. 369). Dazu kommt im vorderen Abschnitt der Nasenhöhle noch eine besondere mediale Wand für den oberen Nasenraum (der den sog. oberen Blindsack umschließt). Indem auch diese Wand mit dem Septum verschmilzt, erfährt das Septum an dieser Stelle eine ganz besondere Verdickung (s. Fig. 371; doch ist hier die Verknorpelung noch nicht erfolgt). Vom Boden bildet sich der hintere Abschnitt unter Verwendung des Trabekelhornes, der ganze vordere Abschnitt dagegen durch Knorpelneubildung über dem Trabekelhorn. Dieses geht, wie gesagt, in seiner vorderen Hälfte ganz zu Grunde. Der vordere komplizierte Abschluß der Nasenhöhle entsteht durch lokale Verknorpelung des perirhinischen Gewebes; die Cart. alaris bildet sich durchaus im Zusammenhang mit dem vorderen Kuppelknorpel und hängt auch noch lange Zeit nach der Metamorphose knorpelig mit ihm zusammen. Erst bei älteren Tieren gliedert sie sich durch bindegewebige Umwandlung einer schmalen Knorpelzone von ihm ab. Als kleiner Vorsprung entsteht an ihr der obere Pränasalknorpel.

Der Knorpelbildung geht überall eine lokale Verdichtung der an den verschiedenen Stellen gelegenen Gewebsmassen voraus. So erfolgt eine Verdichtung des medianen Schleimgewebes (Anlage des Septums) und eine solche des Gewebes, das vom Dorsalumfange des einen Nasensackes zu dem des anderen herüberzieht. Letzteres hängt in der Medianebene mit der Septumanlage zusammen, so daß die verdichtete Gewebsmasse auf dem Querschnitt die Form eines **T** erhält (Figg. 369 bis 371). Die Verknorpelung schreitet in den 3 Schenkeln des **T** gesondert von hinten nach vorn vor (wobei das Septum den beiden Decken etwas voraus geht), allerdings tritt sehr bald auch die knorpelige Verschmelzung ein. Im hinteren Abschnitt der Nasenhöhle bleibt die Verdichtung des perirhinischen Gewebes auf die Decke beschränkt; im vorderen Abschnitt dagegen setzt sie sich von der Decke auf den medialen Umfang des Hauptraumes der Nase (des oberen Blindsackes Born's), sowie zwischen diesen und den unteren Blindsack fort (Fig. 371). Letztere Partie bildet später die Crista intermedia. Der untere Raum erhält keine eigene Innenwandung, sondern dehnt sich bis an das mediane Septum aus. Die übrigen Knorpelpartieen (am vorderen und lateralen Umfang des vorderen Teiles des Nasensackes) entstehen an Ort und Stelle in dem perirhinischen Gewebe. — Am merkwürdigsten vollzieht sich die Bildung des Bodens der Nasenkapsel. In der ersten Zeit bilden die Trabekelhörner denselben ganz allein. Später gesellen sich aber neue Teile hinzu. Zunächst sind hier die mediale und die laterale Randleiste zu nennen. Das Septum, das anfangs mit freiem ventralen Rande aufhört, wächst bald soweit nach abwärts, daß es auf das Ligamentum intertrabeculare inferius (Born), d. h. eine zwischen beiden Trabekelhörnern ausgespannte Membran (Fig. 371) stößt. In diese hinein setzt sich dann die Verknorpelung vom unteren Septumrande aus nach beiden Seiten fort, und so entsteht zwischen dem unteren Rande des Septums und dem medialen Umfange des Trabekelhorns jeder Seite ein Knorpelstreifen, der erheblich niedriger ist als das Trabekelhorn selbst (mediale oder paraseptale Randleiste). Dieses Verhalten hat jedoch nur für den hintersten Teil der Nasenhöhle Giltigkeit; etwas weiter vorn folgt der Streifen nicht mehr dem medialen Umfange des Trabekelhorns, sondern schiebt sich auf die Oberfläche des letzteren herauf. Ein ganz entsprechendes Verhalten zeigt die laterale Randleiste, d. h. ein neu entstehender Knorpelstreifen am lateralen Rande des Trabekelhornes. Während sie hinten dem Trabekelhorn seitlich ansitzt, wendet sie sich weiter vorn mehr auf die Oberfläche des letzteren und begleitet dasselbe in dieser Lage sogar als rundlicher Streifen bis nahe an das vordere Ende. Das weitere Schicksal der einzelnen Teile ist nun folgendes. Im hintersten Gebiete der Nasenhöhle wird das

Trabekelhorn, durch Zerfall seiner Substanz am oberen und unteren Umfang, auf die Dicke der beiden ihm ansitzenden Randleisten reduziert und bildet mit diesen zusammen den Boden der Nasenkapsel. Weiter vorn wachsen sich die beiden Randleisten auf der Dorsalfläche des Trabekelhornes entgegen, vereinen sich und bilden so eine Strecke weit einen supratrabekulär entstandenen Boden. Das ventralwärts verdrängte Trabekelhorn geht zu Grunde, und damit wird zugleich der vorderste Teil der „lateralen Randleiste“, der seiner Oberfläche auflag, als Cartilago praenasalis inferior lateralis (Wiedersheim'scher Knorpel) frei (Fig. 368). Mit der Ausweitung der Nasenhöhle nach vorn hin (bei und nach der Metamorphose) wird nun aber die Ebene der Nasenkapselvorderwand (die anfangs mit freiem ventralen Rande aufhört) nach vorn hin verschoben. Der vorderste Abschnitt der Nasenkapsel muß demnach einen Boden erhalten, der von vornherein ganz ohne Beziehung zum Trabekelhorn ist. Dies ist denn auch der Fall: eine Gewebsverdichtung, die den freien unteren Rand des vordersten Septumabschnittes (Fig. 368) mit der lateralen Randleiste und der Vorderwand des unteren Nasenhöhlenraumes verbindet, geht der Knorpelbildung voraus. Letztere erfolgt von außen nach innen. Neben dem Septum bleibt dabei eine größere Lücke, das Foramen apicale (Fenestra nasobasalis) ausgespart, durch das der N. medialis nasi den Nasenkapselraum verläßt.

Wie Born (1877) gezeigt hat, sind bei Pelobates die Trabekelhörner viel mächtiger ausgebildet als bei Rana, was wohl damit zusammenhängt, daß die Larve von Pelobates im Verhältnis zum ausgebildeten Tier ungleich größer ist, als die von Rana. Je größer aber die Larve im Verhältnis zum ausgebildeten Tier wird, um so auffälliger wird das Mißverhältnis zwischen der Größe der specifischen Larvenwerkzeuge und den inzwischen sich ausbildenden Organen der definitiven Form. Infolgedessen liegen die Nasensäcke bei Pelobates rein seitlich von den hinteren Hälften der Trabekelhörner, und die letzteren besitzen eine so beträchtliche Höhe, daß sie eine vollkommene dicke Innenwand für jeden Nasensack bilden. Zwischen beiden Trabekelhörnern findet sich der Internasalraum. Infolge dieser stärkeren Entwickelung der Trabekelhörner erscheint der Gegensatz zwischen ihnen und den später entstehenden Abschnitten des knorpeligen Ethmoidalskelettes noch schärfer als bei Rana, letztere dokumentieren eine noch größere Selbständigkeit und Unabhängigkeit. Auch sind bei Pelobates infolgedessen ausgedehntere Resorptionsvorgänge an den Trabekelhörnern nothwendig. Das Septum ist bei Pelobates eine sehr späte und sehr komplizierte Bildung. Doch sind prinzipiell die Vorgänge die gleichen, wie bei Rana, und die Unterschiede lassen sich durch die anfängliche Lageverschiedenheit der Nasensäcke erklären. Genaueres s. bei Born.

Bei der im Einzelnen recht komplizierten Bildung des Ethmoidalskelettes ist vor allem die Unabhängigkeit von den Trabekelhörnern zu betonen, die schon von Born seinerzeit festgestellt wurde. Die Trabekelhörner in der Form, wie sie bei Anurenlarven vorhanden sind, dokumentieren sich dadurch als besondere provisorische Skelettteile, die vor allem bestimmt sind, für die Suprarostralia und die oberen Hornkiefer ein festes Widerlager zu bieten. Als ganz besondere Anpassung an diese Aufgabe sind ihre vorderen Abschnitte anzusehen, die später total zerstört werden. Ihre Ausbildung bedingt das eigenthümliche Verhalten, das der Proc. praenasalis inf. lat. anfangs zeigt (Fig. 368); bei Urodelen ist derselbe von vornherein frei, weil die „Trabekelhörner“ sich nicht in der Weise ausbilden, d. h. nicht so weit nach vorn reichen, wie bei Anuren. Die hinteren Partieen der Trabekelhörner der Anuren können auf die Teile bezogen werden, die auch bei den Urodelen mit dem gleichen Namen bezeichnet werden; nur daß auch sie eine ganz besondere Massenentwickelung erfahren. Haben sie dann ihre larvale Rolle ausgespielt und sind ihnen die übrigen Partieen des Ethmoidalskelettes in der Verknorpelung nachgefolgt, so werden sie zur Bildung des Nasenkapselbodens verwendet, aber unter beträchtlicher Reduktion ihrer Masse: es wird, wie das auch an den Trabekeln der Orbitalregion zu beobachten ist, ein Teil ihrer Substanz eingeschmolzen, resorbiert, so daß sie auf dieselben Stärke kommen, wie die selbständig entstandenen Bodenpartieen.

Was die Konfiguration des Nasenskelettes bei den Anuren anlangt, so läßt sich der Grundplan, der bei den Salamandriden herrscht, auch hier erkennen, wenn auch in reicherer Ausführung. Auch bei den Anuren lassen sich eine vordere, mittlere und hintere Skelettzone unterscheiden. Die vordere zeigt die meisten speciellen Komplikationen, in Anpassung an die Konfiguration des vorderen Teiles des Nasensackes. Außer den Scheidewandbildungen zwischen den verschiedenen Blindsäcken ist besonders zu erwähnen die (unvollkommene) Zerlegung der großen Fenestra narina in einen vorderen oberen Abschnitt für die Apertura nasalis externa und einen hinteren unteren Abschnitt für den Thränennasengang und die Glandula nasalis externa,

— bewirkt durch die Cartilago alaris, die von vorn her vorspringt. Abgesehen hiervon erscheint als eines der wichtigsten Merkmale, daß bei den Anuren die hintere Hälfte der Nasenkapsel die vordere noch erheblicher an lateraler Ausdehnung übertrifft, als das bei den Urodelen der Fall ist. Darauf kann die völlige Trennung der mittleren Skelettzone von der hinteren an der Seite und an der Basis der Anurennasenkapsel zurückgeführt werden. Das Planum conchale wird so zu einem Planum terminale der Cart. obliqua, und hinter ihm erstreckt sich eine große Durchbrechung der Wand (Fen. dorsolateralis) von der Decke über die Seite bis zur Basis. Sehr interessant ist in dieser Hinsicht, daß nach BORN (1877; ich kann es für Bombinator bestätigen) bei Bombinator und Pelobates in jüngeren Stadien das Planum terminale noch mit der Decke über dem hinteren Kapselabschnitt zusammenhängt und so wie bei den Urodelen eine Fenestra dorsalis von der Fenestra lateralis (infraconchalis) getrennt wird. Es ist dies als primitiveres Verhalten aufzufassen.

Außer den beiden Cartilagines praenasales inferiores laterales kommt bei vielen Anuren (manchen ausländischen Rana-Species, wie R. tigrina, R. gracilis u. a., ferner bei Pseudis paradoxa, Hyla arborea, Gomphobates, Calyptocephalus und vielen anderen, nach PARKER 1881) noch eine unpaare mediane Cartilago praenasalis inferior media vor, wie sie auch Siren und Ichthyophis besitzen (s. Urodelen).

B) Primordiales Visceralskelett.

Bei den Anurenlarven kommen Kiefer-, Zungenbein- und 4 Kiemenbogen zur Ausbildung; daneben entstehen 2 Paare von Lippenknorpeln, ein oberes (Suprorostralia) und ein unteres (Infrarostralia). Von diesen zeigen die Suprarostralia Beziehungen zu den Trabekeln, die Infrarostralia solche zu den MECKEL'schen Knorpeln. Die Suprarostralia werden als in die Kategorie präoraler Skeletteile gehörig aufgefaßt und sollen daher hier für sich geschildert werden; die Infrarostralia, deren Bedeutung als abgegliederte Stücke der MECKEL'schen Knorpel lediglich aus dem späteren Schicksal zu begründen ist, werden beim Kieferbogen mitbehandelt werden.

1. Suprarostrale (Cartilago labialis superior, Oberlippenknorpel).

Noch ehe von den Trabekeln etwas sichtbar wird, auf dem oben (p. 718) skizzierten Stadium (5 mm), ist die Anlage des Suprarostrale schon als ein Haufen dicht gedrängter Zellen seitlich und vor der Mundhöhle erkennbar (STÖHR, SPEMANN). Zuerst wird sein lateraler Teil angelegt; während von ihm aus die Gewebsverdichtung längs des oberen Hornkiefers fortschreitet, werden die Trabekel sichtbar. Das vorknorpelige Gewebe der Trabecula stößt dann mit dem des Suprarostrale zusammen, so daß eine Grenze zwischen ihnen nicht mehr vorhanden ist (Stadium von 7 mm). An den Stellen, wo die erste Gewebsverdichtung auftrat, beginnt auch die Verknorpelung: jedes Suprarostrale erhält also auch einen eigenen Knorpelkern. Zwischen dem Trabekelhorn und dem Suprarostrale bildet sich ein Gelenk aus: die beiderseitigen Suprarostralia, die anfangs voneinander getrennt sind (Fig. 365, a. p. 722), verschmelzen später untereinander zu einer breiten, mit unterem scharfen Rande versehenen Platte (Fig. 366, a. p. 724), die auf diesem Zustand während des Larvenlebens verharrt. Kurz vor dem Durchbruch der vorderen Extremitäten beginnt die Zerstörung der Suprarostralia, und zwar in den mittleren Partieen. Die lateralen, nach hinten gerichteten Arme, die zu Muskelansätzen dienten, bleiben länger erhalten. Die Zerstörung ist eine vollkommene; in den Aufbau des definitiven Schädels wird von den Oberlippenknorpeln nichts übernommen. Sie sind ganz transitorische, für das Larvenleben bestimmte Gebilde (GAUPP).

Auch der obere Hornkiefer beginnt, wie seine Skelettgrundlage, das Suprarostrale, seine Bildung lateral und ist somit wie dieses anfangs in der Mitte unterbrochen.

Die erste Entwickelung des Suprarostrale und sein Verhältnis zu der Anlage des Balkens ist von Stöhr und Spemann ziemlich gleichlautend geschildert worden. Aus dem vorknorpeligen Zusammenhang zwischen beiden Teilen schließt Stöhr, daß die Suprarostralia durch Abschnürung von den Balkenanlagen entstehen und sich hierdurch als vorderste Abschnitte der seitlichen Schädelbalken dokumentieren, die sich von den Balken zur Uebernahme einer neuen Funktion abgegliedert haben. Demgegenüber betont Spemann die auch Stöhr nicht entgangene Thatsache, daß schon die ersten Gewebsverdichtungen, die die Entstehung des Suprarostrale und des Balkens einleiten, selbständiger Natur sind, und daß sich der Zusammenhang zwischen beiden erst sekundär ausbildet. Somit würde also aus den Erscheinungen der Ontogenese kein direkter Beweis für die Richtigkeit der Stöhr'schen Anschauung zu entnehmen sein. Mit Recht betont jedoch Spemann, daß durch den ontogenetischen Befund die Stöhr'sche Auffassung auch noch nicht als falsch hingestellt werde. Ebensowenig wie die Ausbildung des vorknorpeligen Zusammenhanges für die Zusammengehörigkeit beider Teile spricht, kann die getrennte Entstehung als Beweis für das Fehlen eines genetischen Zusammenhanges angeführt werden. Der schon von Huxley angestellte Vergleich der Suprarostralia der Anurenlarven mit dem sog. Halbringknorpel von Petromyzon scheint manches für sich zu haben, doch ist die Frage, ob das Saugmaul der Anurenlarven direkt von dem der Petromyzonten ableitbar (Balfour) oder als sekundär erworben aufzufassen ist (Howes), noch nicht spruchreif. Aus der Thatsache, daß bei Dactylethralarven das Suprarostrale einen langen Tentakel trägt, schließt Pollard, daß dasselbe dem Präpalatinknorpel mancher Teleostier entspricht. Der Tentakel wäre einem Maxillocoronoidtentakel zu vergleichen. Das Suprarostrale würde damit zugleich dem zweiten Oberlippenknorpel der Selachier entsprechen. Gegen diese Vorstellung bleibt einzuwenden, daß bei den Teleostiern der Präpalatinknorpel die Unterlage für das Maxillare abgiebt, wovon bei den bisher darauf untersuchten Anuren nichts zu konstatieren ist. So bleibt die Bedeutung des Suprarostrale einstweilen zweifelhaft.

Die Form des Suprarostrale ergiebt sich aus den Figg. 366, 367; über sein Verhalten zu den Muskeln s. F. E. Schulze (1892); im übrigen verweise ich auch bezüglich der früheren Litteratur auf meine eigene Arbeit (Gaupp 1893).

2. Visceralbogen.

Die Anlagen des Kiefer- und des Zungenbeinbogens werden als erste Skelettanlagen im Bereiche des Kopfes deutlich (Stadium mit 5 kompakten Schlundfalten).

Kieferbogen. Die Anlage des Kieferbogens erscheint vor der 1. Schlundfalte als ein dichterer Gewebsstrang, an dem schon auf diesem jüngsten Stadium die spätere Gliederung (in ein Palatoquadratum, den Meckel'schen Knorpel und das Infrarostrale oder den Unterlippenknorpel) durch Knickungen angedeutet ist (Spemann). Die beiderseitigen Anlagen stoßen in der ventralen Mittellinie zusammen und umfassen so die Schlundhöhle. Die Anlage des Palatoquadratums stellt auf diesem Stadium eine nach vorn und außen geöffnete, flache Rinne von verdichtetem Gewebe dar, in der die Anlagen der Kaumuskeln liegen. Sie steht senkrecht zur Chorda dorsalis. Sehr bald entwickeln sich an dieser Anlage 2 Fortsätze, am lateralen Rande der Proc. muscularis oder Proc. orbitalis (Fig. 365), am medialen Rande die Commissura quadrato-cranialis anterior. Letztere wächst medialwärts gegen die Anlage des Schädelbalkens hin und verschmilzt mit dieser hinter dem Riechsäckchen. Zugleich wächst die Anlage des Quadratums nach hinten und oben hin, und von dem hinteren Ende aus wächst unter rechtem Winkel die Anlage des Processus ascendens gegen den hinteren orbito-temporalen Schädelseitenwandpfeiler hin. Durch die knorpelige Differenzierung erfolgt einerseits eine innige Vereinigung vorher getrennter Teile, andererseits eine schärfere Tren-

nung bisher zusammenhängender Teile. Infrarostrale, MECKELscher Knorpel und Quadratum gliedern sich durch selbständige Verknorpelung schärfer gegeneinander ab, während andererseits die Commissura quadrato-cranialis anterior und der Processus ascendens innig mit dem neuralen Schädelgerüst verschmelzen. Dies ist in Fig. 364, p. 720 (Primordialcranium einer 7,5 mm langen Larve von R. fusca, nach STÖHR) erreicht.

Bevor diese Verschmelzung erfolgte, hatte das Palatoquadratum seine Stellung zur Chorda ziemlich beträchtlich verändert. Es steht nun nicht mehr, wie anfangs, senkrecht zur Chorda, sondern bildet mit ihr nur noch einen stumpfen Winkel, d. h. es hat als Ganzes, um die Spitze der Chorda als Drehpunkt, eine Drehung nach oben ausgeführt (SPEMANN).

Zu den beiden genannten sehr früh auftretenden Verbindungen des Palatoquadratums mit dem neuralen Cranium kommt bei Larven von ca. 21 mm Länge eine dritte: durch den Processus oticus des Quadratums, der gegen die Ohrkapsel hin wächst und mit dieser vorn an ihrem lateralen Umfang (an dem durch den lateralen Bogengang gebildeten Vorsprung) verschmilzt (Fig. 366, p. 724). Alsdann folgt die Bildung des Proc. pterygoideus und seine Verbindung mit dem Proc. maxillaris posterior der Nasenkapsel. Als Vorläufer dieses Fortsatzes tritt schon frühzeitig eine Bandverbindung zwischen dem Vorderrande der Commissura quadrato-cranialis und dem Trabekelhorn auf, die ich als Ligamentum quadrato-ethmoidale bezeichnet habe (Fig. 369). In dieses Band hinein schiebt sich von der Quadratumkommissur Knorpel vor (Proc. quadrato-ethmoidalis: er ist in Fig. 368 angedeutet und bereits als Proc. pterygoideus bezeichnet). Wenn dann das Planum antorbitale sich gebildet und den nach hinten vorspringenden Proc. maxillaris posterior entwickelt hat, legt sich der letztere an die Spitze des Proc. quadrato-ethmoidalis an und verbindet sich mit ihm (Fig. 372, p. 736), während der vordere Teil des Lig. quadrato-ethmoidale zu Grunde geht, und so die Verbindung des Proc. quadrato-ethmoidalis mit dem Balkenhorn gelöst wird. Bei der Stellungsänderung des Quadratums während der Metamorphose geht dann die Commissura quadrato-cranialis anterior zum größten Teil zu Grunde, doch wird aus ihrem lateralen Abschnitt ein die rückwärtige Verlängerung des Proc. quadrato-ethmoidalis bildendes Stück geschont. also ebenfalls wieder aus der massigeren Anlage herausgearbeitet. Der Proc. quadrato-ethmoidalis erhält dadurch einen Zuwachs in kaudaler Richtung und entspringt nun als Proc. pterygoideus unmittelbar an dem Innenrande des Palatoquadratums selber. Der bleibende Proc. pterygoideus besteht demnach aus dem erst spät entstandenen Proc. quadrato-ethmoidalis und einem Reste der Commissura quadrato-cranialis anterior.

Die eben schon berührte Stellungsänderung des Palatoquadratums spielt sich während der Metamorphose ab und führt zur Umwandlung des larvalen Kieferapparates in den definitiven. Dabei gehen die larvalen Befestigungen des Palatoquadratums (Proc. ascendens, Comm. quadrato-cranialis ant., Proc. oticus) sowie der Proc. muscularis total zu Grunde, der Proc. pterygoideus wächst stark aus, und das Palatoquadratum selbst wird in sich zusammengeschoben in der Richtung von vorn nach hinten. Die hinteren Partieen des Palatoquadratums erliegen dabei einer Erweichung, mechanischen Faltung und Zerstörung (Fig. 372). Dies ist wohl die Folge des enormen Auswachsens des MECKEL'schen Knorpels, der zu

einem langen dünnen, im wesentlichen in der Längsrichtung verlaufenden Stab wird (während er früher ein ganz kurzes, transversal liegendes Knorpelstück war, Fig. 366). Dadurch wird das Quadratum

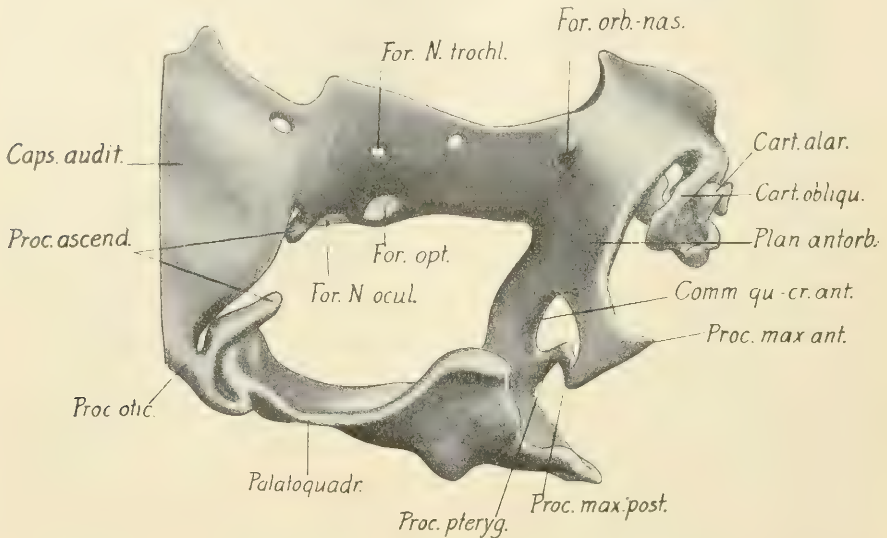


Fig. 372. Primordialcranium von Rana fusca in der Metamorphose. Lateralansicht. Der hintere Teil der Ohrkapsel ist fortgelassen. Am Palatoquadratum ist der Proc. ascendens zerstört, die Commissura quadrato-cranialis anterior noch erhalten, der Proc. pterygoideus aber auch schon gebildet und in Verbindung mit dem Proc. maxillaris posterior der Nasenkapsel. Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (kopiert von F. Ziegler-Freiburg). Verhältnis von Abbildung zu Modell = 1:2; demnach Vergr. 25fach.

gegen die Ohrkapsel als festen Punkt zusammengeschoben. Die sich bildenden Stauungsfalten werden später zerstört und resorbiert. Wenn auf diese Weise endlich das Quadratomandibulargelenk bis in die Labyrinthregion nach hinten gerückt ist, erhält das Palatoquadratum neue Befestigungen, indem es einerseits mit der an der Ohrkapsel entstandenen Crista parotica verschmilzt, wobei es diese etwas verbreitert, andererseits einen neuen Fortsatz, den Proc. basalis entwickelt, der sich an den Ohrkapselboden anlegt und hier eine Gelenkverbindung eingeht. Der Fortsatz zeigteine gewisse Selbständigkeit bei seiner Entstehung und verknorpelt auch selbständig. Das Infrarostrale verliert während der Metamorphose seine gekrümmte Form; es streckt sich, aus der früher hohen Platte wird ein drehrunder Knorpelstab herausmodelliert, der fast horizontal und transversal verläuft und mit dem Meckel'schen Knorpel fest verbunden wird. Es bleibt zeitlebens bestehen und verknöchert später als Pars mentalis des Dentale (Mentomandibulare). Aus einem kleinen unpaaren medianen Knorpelstück, das zu gewissen Zeiten bei Ranalarven zwischen beiden Infrarostralia besteht, geht die Symphyse zwischen beiden Unterkieferhälften hervor.

Der kleine mediane Knorpel wurde auch bei anderen Formen (Xenopus, Ridewood) gefunden und als besonderes medianes Element des Mandibularbogens (Basimandibulare) erklärt. Auch bei Urodelen ist er vorhanden (p. 704).

Von vorübergehender Existenz und ganz unbekannter Bedeutung erscheint bei

30 mm langen Larven von Rana fusca ein kurzer, platter Fortsatz, der sich vom Hinterrande der Comm. quadrato-cranialis ant. aus neben der Trabekel kaudalwärts in die Membrana subocularis vorschiebt. Er besteht nur sehr vorübergehend und geht bei der Metamorphose spurlos zu Grunde. Ich nannte ihn provisorisch Proc. pseudopterygoideus; bei PARKER, der ihn von mehreren Anurenlarven (z. B. Pseudis paradoxa) abbildet, fürt er den Namen Postpalatinum. Selbst die Frage, ob er wirklich dem Palatoquadratum zuzuzählen und nicht vielleicht als Andeutung eines Orbitalbodens, wie er bei Selachiern vorkommt, aufzufassen ist, harrt noch der Beantwortung.

Anulus tympanicus. Zu den Teilen, die genetisch zum Palatoquadratum gehören, zählt auch der Anulus tympanicus, jener Knorpelring, in dem beim erwachsenen Frosch die Membrana tympani eingespannt ist. Die Anlage desselben ist aufs engste geknüpft an das periphere blinde Ende der Tuba auditiva (VILLY, GAUPP). Schon bei Larven von 12 mm Länge (äußere Kiemen links frei, rechts überwachsen) findet sich eine vom Quadratum ausgehende Zellwucherung an der unteren vorderen Ecke des Proc. muscularis, der zu dieser Zeit unterhalb des Auges sich befindet (also in der Situation wie in Fig. 366). Die Zellmasse löst sich bald vom Quadratum los und vermehrt sich sehr beträchtlich, so daß sie das ganze hier gelagerte blinde Tubenende umzieht. Eine bestimmte geformte Anlage macht sich jedoch in ihr erst bemerkbar, wenn das Palatoquadratum im Zurückweichen begriffen ist. Die Verknorpelung beginnt dann ventral und kranial von dem blinden Tubenende, so daß hier zunächst ein sichelförmiges Gebilde mit dorsal-kaudal gekehrter Oeffnung entsteht. Die Ergänzung zum geschlossenen Ringe erfolgt durch Wachstum an beiden Enden der Sichel, rascher aber vom unteren Ende aus nach hintenaufwärts, als vom vorderen. Der Anulus, der, wie gesagt, weit vorn unter dem Auge entsteht, behält während der Stellungsänderung des Quadratums immer die gleiche Lage zu letzterem bei und wird von ihm nur etwas abgedrängt durch das zwischen beiden Gebilden entstehende Os paraquadratum. Im übrigen rückt er aber mit dem Palatoquadratum aus der Orbito-temporal- in die Labyrinthregion und erlangt hier schließlich seine Befestigung an der Crista parotica. Dies ist aber erst längere Zeit nach der Metamorphose vollendet (R. fusca von ca. 40 mm Länge). Von dem Anulus umschlossen wandert auch das blinde Tubenende rückwärts, in dessen Nachbarschaft später das Lig. suspensorio-columellare als Vorläufer der Columella auris auftritt (s. Columella auris p. 725).

Zur vergleichenden Morphologie des Kieferbogens und seiner Abkömmlinge. Die Beurteilung des Kieferbogens der Anuren und seiner Teile bietet verschiedene Schwierigkeiten dar. Was zunächst das Palatoquadratum selbst mit seinen Fortsätzen anlangt, so sind der Proc. ascendens und der Proc. basalis ohne Schwierigkeit mit den gleichnamigen Gebilden bei den Urodelen zu vergleichen. Wie bei diesen, so verläuft auch bei den Anuren der 1. Trigeminusast medial vom Proc. ascendens nach vorn, während die beiden anderen Aeste hinter dem Fortsatz hinweg verlaufen (STÖHR 1881). Gegenüber den Urodelen zeigen die Anuren ein weiter fortgeschrittenes Verhalten darin, daß sie den Fortsatz nur larval besitzen, bei der Metamorphose aber verlieren. Andererseits erscheint die gelenkige Verbindung des Proc. basalis an der Ohrkapsel bei den Anuren als ein primitiver Zustand gegenüber der kontinuierlichen Verwachsung bei den Urodelen. Die Anuren sind noch nicht so vollständig monimostyl wie die Urodelen. Bezüglich des Proc. oticus liegt eine Schwierigkeit darin, daß das Quadratum der Anuren sich zeitlich zwei Mal mit dem lateralen Umfang der Ohrkapsel verbindet: zuerst während der Larvenperiode (larvaler Proc. oticus) und dann, nachdem diese Verbindung bei der Metamorphose zerstört wurde, noch einmal. Es kann zweifelhaft sein, welche dieser beiden Verbindungen mit der zu vergleichen ist, die sich bei den Urodelen findet; das Wahrscheinlichere dürfte aber wohl sein, daß für diesen Vergleich die

definitive Quadrat-Ohrkapselverbindung der Anuren in Betracht kommt, während der larvale Proc. oticus nur als eine spezielle provisorische, in die Ontogenese eingeschobene Larveneinrichtung aufzufassen sein dürfte. Eine besondere Anpassung an den larvalen Kieferapparat ist auch der Proc. muscularis. Für die larvale Commissura quadrato-cranialis anterior findet sich bei den Urodelen kein Analogon; ein Proc. pterygoideus ist dagegen auch bei diesen vorhanden, wenn auch gewöhnlich nicht in der Ausdehnung wie bei den Anuren (s. p. 703). Noch nicht spruchreif ist die Frage, wie die beiden letztgenannten Verbindungen auf Verhältnisse des Palatoquadratums bei den Fischen zu beziehen sind. Die Commissura quadr.-cran. ant. wird seit Huxley (1876) mit der vorderen Verbindung des Subocularbogens der Petromyzonten verglichen und bietet in der That mit dieser große Aehnlichkeit. Für den Vergleich mit den gnathostomen Fischen ist zunächst so viel klar, daß nur Teile der Pars palatina des Fischpalatoquadratums als Vergleichsobjekte in Frage kommen können. Und da auch in den Aufbau des bleibenden Proc. pterygoideus das proximale Stück der Comm. quadr.-cran. ant. eingeht, letzteres also beiden Bildungen gemeinsam ist, so handelt es sich wesentlich um eine Beurteilung der distalen Abschnitte und deren Verbindungen mit dem neuralen Cranium. Hier bestehen zwei Möglichkeiten. Entweder repräsentiert die larvale Verbindung der Comm. quadr.-cran. ant. mit der Trabekel die Junctura ethmo-palatina der Fische, d. h. die Verbindung am Antorbitalfortsatz (auch bei den Anuren entsteht der Antorbitalfortsatz in dem Winkel über der fraglichen Verbindung!): in diesem Falle würde für die definitive Verbindung des Anurenquadratums (die des Proc. pterygoideus mit dem Proc. maxillaris posterior der Nasenkapsel) als einigermaßen vergleichbare Einrichtung nur die zweite vordere Verbindung des Palatoquadratums (Junct. rostro-palatina) in Betracht kommen, die sich bei manchen Teleostiern in einiger Entfernung vor der ersteren findet. Ihr könnte die larvale, durch das Lig. quadrato-ethmoidale hergestellte Verbindung des Palatoquadratums der Anuren mit dem Trabekelhorn entsprechen, und die Besonderheit, daß der Knorpel, der sich in dieses Band hinein entwickelt, nicht bis an das Trabekelhorn vordringt, sondern sich vorher mit dem Proc. maxill. post. der Nasenkapsel verbindet, würde als spezielle Amphibieneigentümlichkeit zu betrachten sein. So habe ich früher die Dinge betrachtet. Zur Erwägung steht aber noch eine andere Deutung (Gaupp 1901): die Commissura quadr.-cran. ist überhaupt nicht auf eine bei gnathostomen Fischen bestehende Einrichtung zurückzuführen, sondern, ähnlich wie der larvale Proc. oticus, eine besondere provisorische larvale Bildung (möglicherweise auf Petromyzonzustände beziehbar), die Verbindung des Proc. pterygoideus mit dem Proc. maxillaris posterior dagegen ist aus der alten Verbindung des Palatoquadratums mit dem Antorbitalfortsatz bei den Fischen hervorgegangen. Die Unklarheit, die noch bezüglich des sog. Palatoquadratums der Petromyzonten besteht, erschwert die Entscheidung. — Jedenfalls ist aber auch der Proc. pterygoideus auf die Pars palatina des Fischpalatoquadratums zurückzuführen; sein spätes Auftreten in der Ontogenese findet — abgesehen davon, daß auch bei Selachiern die Pars palatina später auftritt als die Pars quadrata — bei den Anuren eine Erklärung in dem Vorhandensein der larvalen Commissura quadr.-cran., deren Ausbildung wieder in Zusammenhang steht mit dem späten Auftreten des Antorbitalfortsatzes, d. h. mit der durch das Larvenleben verzögerten Ausbildung des Nasenskelettes. Darin, daß bei den Anuren der Proc. pteryg. so weit nach vorn reicht, prägt sich ein primitiveres Verhalten aus, als es die meisten Urodelen zeigen (s. auch die dort gemachten Bemerkungen).

Hyobranchialskelett. Die erste Entwickelung des Hyobranchialskelettes bei Rana fusca verläuft (hauptsächlich nach Stöhr) folgendermaßen:

Das Hyale ist schon sehr frühzeitig (Stadium mit 5 kompakten Schlundfalten, Spemann) jederseits als eine Gewebsverdichtung erkennbar, die in ähnlicher Form wie später die Schlundhöhle umzieht, von der der anderen Seite deutlich abgesetzt. Bei Larven kurz vor dem Ausschlüpfen wird die ebenfalls paarige Anlage des ersten Branchialbogens sichtbar, bei 9—10 mm langen Larven die des Branchiale II; bald darauf erscheinen auch die des Branchiale III und die des Branchiale IV: alle 4 anfangs selbständig und weder in der Mittellinie noch untereinander zusammenhängend. In der Folge wachsen die Anlagen heran, die beiderseitigen Hyalia vereinigen sich in der ventralen Mittellinie, ebenso die beiderseitigen ersten Bran-

chialia, und in der Mittellinie selbst bildet sich eine mediane Anlage (Copula) aus, die den Hyal- und ersten Branchialbogen vereinigt (Fig. 373 a—c). Die Anlagen der 3 übrigen Kiemenbogen erreichen

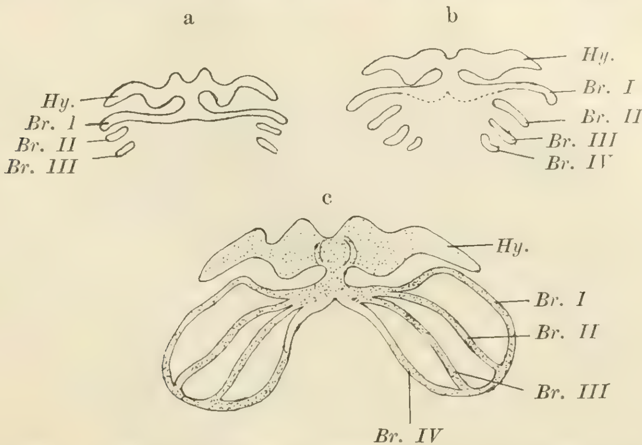


Fig. 373a—c. Larvale Hyobranchialskelette von Rana fusca. Kombinationsbilder, 20mal vergr. Nach Stöhr. a von einer etwa 9 mm langen Larve; Vorknorpelstadium. b von einer etwas älteren Larve; Vorknorpelstadium. c von einer 12 mm langen Larve; die meisten Teile sind nun knorpelig, außer dem ventralen Verbindungsteil der 4. Branchialia. Commissurae terminales ausgebildet.

die ventrale Mittellinie nicht, sondern legen sich nur mit ihren medial-ventralen Enden an ihre Vordermänner an und verschmelzen mit diesen. Die knorpelige Differenzierung vollzieht sich in derselben Reihenfolge, in der die vorknorpeligen Anlagen auftraten; die Verknorpelung beginnt selbständig in den Seitenteilen der einzelnen Bogen und schreitet medialwärts vor.

Die wichtigsten formalen Veränderungen erfahren das Hyale und das Branchiale I. Die Anlage des Hyale ist anfangs von der des Palatoquadratums durch die 1. Schlundfalte getrennt, bald aber erlangt das obere Ende ihres seitlichen Teiles den Anschluß an die Ventralfläche des Palatoquadratums in kurzer Entfernung hinter dem Kiefergelenk (die Anlagerungsstelle ist in Fig. 367, a. p. 725, erkennbar, aber nicht bezeichnet). Dies ist dadurch möglich, daß der hier befindliche untere Teil der 1. Schlundfalte verstreicht, indem er sich in dem gleichen Maße zurückzieht, als sich von dem dorsalen Teil der Falte aus die Tuba auditiva entwickelt (Spemann). Der Anschluß des Hyale an das Quadratum ist ein sehr inniger; beide Anlagen hängen eine Zeit lang durch ein Gewebe zusammen, das vom vorknorpeligen nicht zu unterscheiden ist. Erst bei der Verknorpelung bildet sich ein Gelenk zwischen beiden Skelettstücken aus. Auch im ventral-medialen Gebiet vollziehen sich nach der Vereinigung der beiderseitigen Anlagen Veränderungen. Die mittelste Partie sondert sich (als Pars reuniens, Gaupp) von den beiden Seitenteilen ab; sie hängt nach der Verknorpelung zwar kontinuierlich mit den letzteren zusammen, unterscheidet sich aber von ihnen dadurch, daß die Knorpelkapseln kleiner und die Kapselwände selbst dicker sind (ihre Grenzen sind in Fig. 373 c angegeben). Die P. reuniens geht nach hinten hin kontinuierlich in die Copula (Cop. II) über, die sich nach der Verknorpelung durch

den Charakter des Knorpels ziemlich scharf von der P. reuniens unterscheidet, sich in der Mittellinie nach hinten erstreckt, mit den medialen Enden der beiderseitigen ersten Branchialia zusammenhängt,

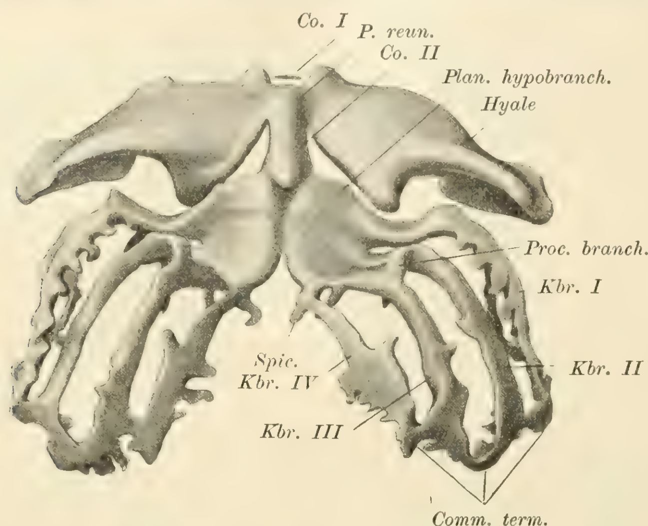


Fig. 374. Hyobranchialskelett einer 29 mm langen Larve von Rana fusca. Ventralansicht. Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (kopiert von F. Ziegler-Freiburg). Verhältnis von Abbildung zu Modell = 1:3.

und später über diese Verbindungsstelle hinaus kaudalwärts in Form eines stumpfen ventralen Fortsatzes vorspringt (Fig. 374). Am ersten Branchialbogen ist das bemerkenswerteste die Verbreiterung seines medial-ventralen Abschnittes, der mit dem der anderen Seite in der Mittellinie zur Vereinigung kommt, zu einer breiten Platte, der Hypobranchialplatte (Ridewood), die nach der Verknorpelung mit den medialen Enden der 3 übrigen Bogen zusammenhängt. Daß diese Platte thatsächlich, wenigstens zum größten Teil, von dem ventralen Abschnitt des 1. Branchiale gebildet ist (während die übrigen Branchialia sich nur mit ihren Vordermännern verbinden), giebt Stöhr an. Der spangenförmige Abschnitt des Branchiale I, sowie die 3 hinteren Branchialia können dann als Keratobranchialia (entsprechend den gleichnamigen Stücken der Urodelen) bezeichnet werden.

Von den weiteren Veränderungen des Hyobranchialskelettes sind noch zu nennen: 1) die Ausbildung der Commissurae terminales (Gaupp), d. h. knorpeliger Verbindungen zwischen den dorsalen Enden der 4 Branchialbogen; 2) die Entstehung von 4 Spicula (Gaupp), knorpeliger langer Stacheln, die den Wurzeln der 4 Branchialbogen dorsal aufsitzen; 3) die Ausbildung kurzer stumpfer Knorpelhöcker an den 4 Branchialia und ihren dorsalen Kommissuren; 4) die Ausbildung des Proc. branchialis (F. E. Schulze), d. h. einer henkelförmigen Verbindung zwischen dem Branchiale II und dem Branchiale III, an der Ventralseite, nahe der Hypobranchialplatte; 5) das Auftreten einer kleinen medianen Knorpelbildung (Copula I) vor der Pars reuniens der Hyalia, in dem Ligament, das die vorderen, über die Pars reuniens vorragenden Fortsätze beider Hyalia verbindet. (Alle diese Teile sind in Fig. 374 sichtbar.)

Das larvale Hyobranchialskelett auf der Höhe seiner Entwickelung stellt, abgesehen von dem kleinen isolierten medianen Knorpel vor der Pars reuniens der Hyalia, ein knorpeliges Continuum dar, dessen specielle Gestaltung aus Fig. 374 ersichtlich ist. Näher auf dieselbe und die Bedeutung aller Einzelheiten im Zusammenhang mit den Einrichtungen des larvalen Kiemenapparates einzugehen, würde hier zu weit führen; ich verweise in dieser Hinsicht auf die Arbeiten von F. E. SCHULZE (1892) und mir selbst (1893). Beachtenswert ist am Hyale die breite, durch Fortsätze komplizierte Form; vom Branchiale I sei noch erwähnt, daß es streckenweise in zwei Spangen, eine dorsale und eine ventrale, gespalten ist.

Die vergleichend-morphologische Auffassung aller einzelnen Teile des Hyobranchialskelettes ist noch nicht ganz sichergestellt. Die bei Rana nur unbedeutende Copula I ist bei Alytes viel größer und kräftiger (GAUPP 1893) und während der Entwickelung in ihrem hinteren Teil deutlich paarig (KALLIUS 1901). Daß sie als ein Basihyale (Copula des Hyalbogens) aufzufassen ist, habe ich (1893) vermutungsweise ausgesprochen. Die Verhältnisse bei der Ichthyophislarve sprechen zu Gunsten dieser Vorstellung (s. Apoden). Die Hauptcopula wäre dann ein Basibranchiale I; ob der P. reuniens des Hyalbogens eine besondere morphologische Bedeutung zukommt, oder ob die Eigenart ihrer Struktur lediglich funktionell begründet ist, bleibt festzustellen. Die Hypobranchialplatte ist in der Hauptsache wohl dem Hypobranchiale I der Urodelen zu vergleichen; doch scheint mir die Frage der Prüfung wert, ob nicht auch Material eines zweiten Hypobranchiale zu ihrer Bildung beiträgt. Eine Aehnlichkeit des Proc. postero-medialis, der später aus ihrer kaudal-medialen Randpartie hervorgeht, mit dem Hypobranchiale II der Urodelen ist unverkennbar. Daß die 4 spangenförmigen Abschnitte des Branchialskelettes den Keratobranchialia der Urodelen entsprechen, ist unbezweifelbar. Dem Hyobranchialskelett der letzteren gegenüber ist besonders die kontinuierliche Verknorpelung des ganzen Apparates bei den Anuren hervorzuheben.

Die Vorgänge bei der Metamorphose des geschilderten larvalen Apparates sind von mir selbst (1893) genau verfolgt worden. Sie bestehen, wie am übrigen Chondrocranium, in Zerstörung, Umbildung, Neubildung. Der größte Teil des larvalen Apparates geht verloren: zu Grunde gehen die Copula anterior, die Pars reuniens und die Hauptcopula in ihrer vorderen Hälfte, ebenso die 4 Branchialia.

Das Hyale bleibt seiner Bestimmung, den ganzen Apparat mit dem Schädel zu verbinden, getreu, verändert aber seine Form sehr erheblich in dem Maße, als das Palatoquadratum nach hinten rückt.

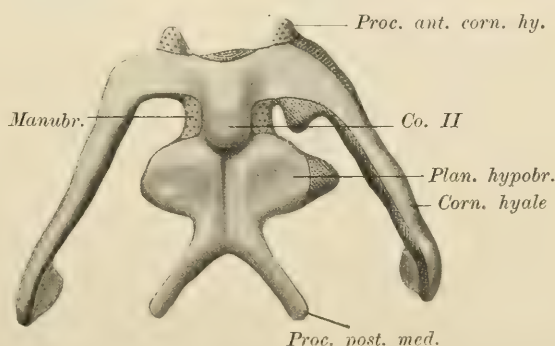


Fig. 375. Hyobranchialskelett einer Larve von Rana fusca gegen das Ende der Metamorphose. Ventralansicht. Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (kopiert von FR. ZIEGLER-Freiburg). Linkerseits sind auch Partieen mit dargestellt, die bereits zerstört sind und nur durch das noch erhaltene Perichondrium begrenzt werden; dieselben sind eng punktiert. Durch weite Punktierung sind die Knorpelpartieen kenntlich gemacht, die bei der Metamorphose neugebildet werden. Verhältnis von Abbildung zu Modell = 1:3.

Während es in der Larvenzeit durchaus in transversaler Richtung entwickelt war, wächst es, mit seiner Pars lateralis an das Palatoquadratum gebunden, beim Zurückweichen des letzteren sehr erheblich nach hinten hin aus, und hierdurch, sowie durch ausgedehnte Zerstörungsprozesse wird es in einen schlanken Knorpelstab umgewandelt, der zugleich

seine engen Beziehungen zum Palatoquadratum aufgiebt und während das letztere seine Form ändert, medial von ihm in die Höhe rückt, um sich unterhalb der Fenestra vestibuli an die Basis der Ohrkapsel anzulegen. Dabei ist eine eigentümliche Umänderung der Lagebeziehung zur Tuba auditiva bemerkenswert: während früher die Tuba hinter der Quadrato-Hyalverbindung verlief, schiebt sich nunmehr das Hyale hinter der Tuba in die Höhe. Zugleich ändert sich die Art seiner Verbindung mit den übrigen Teilen des Hyobranchialapparates in dem Maße, als die Copula ihre funktionelle Bedeutung als Centrum

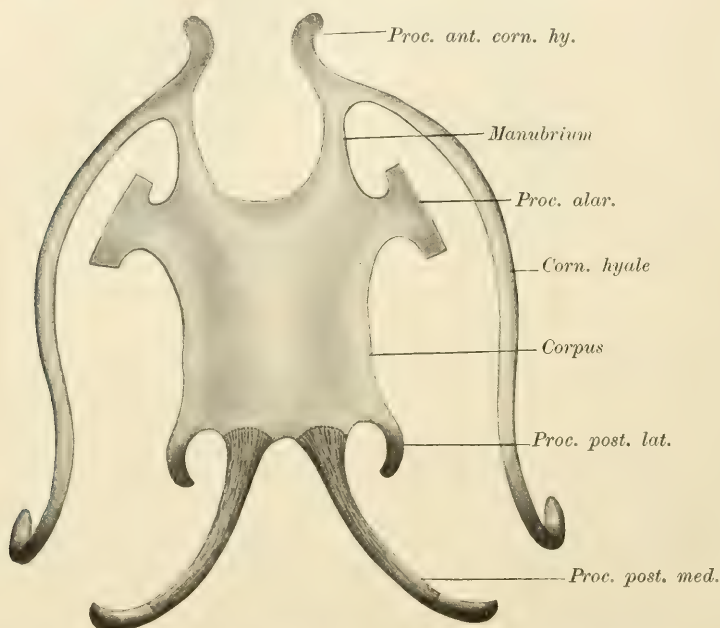


Fig. 376. Zungenbeinknorpel eines jungen umgewandelten Frosches (R. fusca). von 2 cm Länge. Ventralansicht. Nach einem bei 25facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (kopiert von Fr. Ziegler). Verhältnis der Abbildung zum Modell = ca. 2 : 3; also etwa 16mal nat. Gr. Die längsgestreifte Partie des Proc. posteromedialis ist knöchern, alles übrige knorpelig.

des ganzen Systems, die sie im Larvenleben besitzt, aufgiebt und der partiellen Zerstörung anheimfällt. Neugebildeter Knorpel, der neben der Copula auftritt, vermittelt jene Verbindung des Hyale oder, wie es nun zu nennen ist, des Cornu hyale, in Form eines Manubrium (Fig. 375, 376). Als Neubildung tritt am Cornu hyale ein Proc. anterior auf. Aus den beiden Hypobranchialplatten, dem hinteren Abschnitt der Copula und aus Knorpel, der neben dem letzteren neu auftritt, bildet sich schließlich eine kontinuierliche Platte, das Corpus cartilaginis hyoideae, an der als sekundäre Bildungen die Processus alares und postero-laterales sich bilden (Fig. 376). Die Processus postero-mediales (Proc. thyreoidei) gehen nicht etwa aus einem Keratobranchiale hervor, sondern sind die erhalten bleibenden kaudal-medialen Randteile der Hypobranchialplatten (Hypobranchialia II? s. o. p. 741).

Die hier angewendete Nomenklatur ist in der Hauptsache die von mir (1893) vorgeschlagene und gebrauchte. Bei Pelodytes punctatus, dessen Hyobranchialskelett

von RIDEWOOD in seiner Ausbildung verfolgt ist, entwickeln sich die bei der Metamorphose neu entstehenden Proc. anteriores der Hyalia nicht direkt nach vorn, sondern medialwärts; die beiderseitigen kommen zur Berührung und begrenzen so mit dem Vorderrand des Zungenbeinkörpers und den beiden Manubria eine Oeffnung, durch die der M. hyoglossus hindurchzieht (hyoglossal sinus). Der hintere Teil des Cornu hyale löst sich von dem vorderen los; das freie Ende des letzteren verschmilzt mit dem Proc. alaris, so daß im seitlichen Teil des Zungenbeinkörpers eine Oeffnung (For. laterale) zu stande kommt. (Das Gleiche ist der Fall bei Pelobates.) Der Proc. postero-lateralis geht aus dem persistierenden proximalen Abschnitt des Keratobranchiale I hervor. Die übrigen Veränderungen sind prinzipiell die gleichen wie bei Rana; die Proc. postero-mediales s. thyreoidei gehen auch hier aus der erhalten bleibenden Randpartie der Hypobranchialplatte hervor. Besonderheiten von Alytes obstetricans sind (nach RIDEWOOD): Am larvalen Hyobranchialskelett besteht eine vordere Copula (GAUPP, 1893); die Copula II trennt die beiderseitigen Hypobranchialplatten, die somit nicht zur Vereinigung kommen; von den 4 Keratobranchialia hängt nur das 4. kontinuierlich knorpelig mit der Hypobranchialplatte zusammen, das 3. und 1. sind bindegewebig mit ihr verbunden, das 2. ist von ihr sogar durch einen Zwischenraum getrennt und wird nur durch seine Verbindungen mit dem 1. und 3. in seiner Lage gehalten; die proximalen Enden des 1. und 2. Keratobranchiale hängen knorpelig zusammen. Die Veränderungen bei der Metamorphose sind im wesentlichen dieselben wie bei Rana, der Proc. postero-lateralis ist also auch eine Neubildung (im Gegensatz zu Pelodytes); die Copula I geht zu Grunde. — Sehr abweichend erscheint die Form des Zungenbeines der Aglossa (Xenopus und Pipa), doch ist auch hier die Form des larvalen Hyobranchialskelettes, von unwesentlichen Besonderheiten abgesehen, die gleiche wie bei den Phaneroglossa. Die wichtigen Abweichungen erscheinen erst während und nach der Metamorphose. Bei Pipa gehen die Hyalia völlig zu Grunde; die kurzen Stiele aber, durch die sie mit der Copula verbunden waren, wachsen vorher in der Länge (den Manubria bei Rana entsprechend) und vereinen sich mit ihren vorderen Enden untereinander. So kommt das geschlossene Foramen M. hyoglossi zustande, das für beide genannte Formen charakteristisch ist. Bei Xenopus bleiben die Hyalia erhalten. Die breiten Platten (Alae) des Zungenbeins der Aglossa entstehen von den Hypobranchialplatten aus. Die Processus thyreoidei haben bei Pipa die gleiche Entstehung wie bei den Phaneroglossa; bei Xenopus läßt RIDEWOOD sie mehr als Auswüchse der Hypobranchialplatten auftreten. Sekundär erfolgen bei beiden Formen Verwachsungen zwischen dem Zungenbein und dem Kehlkopfskelett.

II. Die knöchernen Elemente des Schädels.

Im Gegensatz zu den Urodelen erfolgt bei den Anuren die Knochenbildung am Schädel sehr spät. Während bei den Urodelen die Deckknochen der Mundhöhle noch in den Eihüllen, wenige Wochen nach der Befruchtung des Eies, die Entwickelung beginnen, zu einer Zeit, wo das Primordialcranium noch wenig vom umgebenden Gewebe gesondert, und das Geruchsorgan erst als ein kleines Grübchen wahrnehmbar ist, fehlen Knochen bei Anurenlarven, die das Ei verlassen haben, noch völlig und treten erst in einer späteren Periode des Larvenlebens auf, wenn das Primordialcranium schon einen hohen Grad der Ausbildung erlangt hat, und das Geruchsorgan mit seinen Nebenhöhlen bereits vollständig angelegt ist (O. HERTWIG). Auch die Reihenfolge, in der die Knochen auftreten, weicht von der bei den Urodelen ab: so ist z. B. das Parasphenoid bei den Urodelen ein sehr spät entstehender Knochen, während es sich bei den Anuren von allen Deckknochen am frühesten bildet.

Wie bei den Urodelen, so sind aber auch bei den Anuren die Deckknochen die zuerst entstehenden knöchernen Elemente; die Ersatzknochen folgen erst viel später nach.

Knochen des Oberschädels.

a) Ersatzknochen.

Im Bereiche des neuralen Craniums entstehen als Ersatzknochen des Knorpelschädels: das Pleuroccipitale,

Prooticum, Columellare und das sog. Ethmoidale (Os en ceinture). Im Palatoquadratum kommt es nur an der Pars articularis zu einer Verknöcherung und auch diese ist nicht ganz selbständig, sondern setzt sich von dem als Deckknochen entstehenden Quadratomaxillare fort (s. Deckknochen).

Pleuroccipitale. Ersetzt den Occipitalteil des Craniums und die hintere Partie der Ohrkapsel; dazu je eine seitliche Hälfte des Tectum synoticum und der hinteren Partie der Basalplatte. Die Knochenbildung ist perichondral und nimmt am For. jugulare ihren Ausgang. Die mediane Partie des Tectum synoticum und der Basalplatte, sowie der Ueberzug der Condyli occipitales bleiben knorpelig.

Prooticum. Ersetzt die vordere Partie der Ohrkapsel nebst einer seitlichen Hälfte der vorderen Partie der Basalplatte und den hintern Theil der orbitotemporalen Schädelseitenwand. Die Verknöcherung, perichondral, beginnt am Foramen prooticum.

Eine mittlere quere Zone der Ohrkapsel (mit der Fenestra vestibuli), die mediane Partie der Basalplatte und des Tectum synoticum, dazu die übrigen Deckenspangen (Taen. tecti), bleiben knorpelig; im Alter können knöcherne Verschmelzungen erfolgen.

Columellare. Entsteht als perichondrale Verknöcherung des mittleren Abschnittes des Plectrum. Operculum, Pseudoperculum und Pars externa plectri bleiben knorpelig. Durch die Verknöcherung wird eine Zerlegung des im Knorpelzustand einheitlichen Plectrums in drei Abschnitte, Pars interna, P. media und P. externa bewirkt. Die P. media ist der knöcherne Abschnitt.

Ethmoidale. Entsteht (R. fusca) paarig, und jederseits von 2 Lamellen aus, einer äußeren und einer inneren. Die äußere beginnt sich hinter dem For. orbitonasale an der orbitalen Schädelseitenwand abzulagern, die innere nimmt ihren Anfang in der Gegend des For. olfactorium. Sehr bald erfolgt eine Vereinigung der beiderseitigen entsprechenden Lamellen, und zwar zuerst basal, später auch dorsal (Dach der Nasenkapsel). Bei fortschreitender Verdickung der inneren und der äußeren Lamellen wird der Knorpel zerstört, es entstehen Markräume im Knorpel, in die der Knochen einwächst. Der Knochen dehnt sich so hauptsächlich auf den vordersten Teil der Orbito-temporalregion, aber auch eine Strecke weit auf das Planum antorbitale, das Septum, Tectum und Solum nasi aus.

Die Homologie des Knochens ist strittig; gegen den naheliegenden Vergleich mit dem Orbitosphenoid der Urodelen macht Wiedersheim die Lokalität des Ausganges der Ossifikation geltend (1875, S. 101 ff.). Er hält es dagegen für ein dem Ethmoidale der Apoden entsprechendes Element. Gegenbaur (1898) betrachtet es als dem Orbitosphenoid der Urodelen homolog. Sehr naheliegend ist der Vergleich der beiden Hälften des Ethmoidale der Anuren mit den beiden Pleuroethmoidalia der Ganoiden und Teleostier, den Ossifikationen der Processus antorbitales des Knorpelschädels. Schon Bruch hat (1862) auf diese Homologie, die auch mir sehr wahrscheinlich ist, hingewiesen. Dagegen ist die Homologie mit dem Ethmoidale der Säuger sehr fragwürdig.

Der größte Teil des Ethmoidalskelettes bleibt zeitlebens knorpelig erhalten.

b) Deckknochen.

Die Deckknochen am Oberschädel der Anuren sind: Parietale, Frontale, Nasale, Septomaxillare, Paraquadratum, Quadratomaxillare, die alle paarig sind; dazu kommen die Knochen, die an der Umwandung der Mundhöhle teilnehmen: das unpaare Parasphenoid und die paarigen Praemaxillare, Maxillare, Vomer, Palatinum, Pterygoid. Die meisten dieser Stücke behalten zeitlebens ihre Selbständigkeit und können (wenigstens bei Rana) noch am erwachsenen Schädel leicht vom primordialen Gerüst losgelöst werden; nur das Quadratomaxillare wächst frühzeitig in den Knorpel des Quadratums ein. Parietale und Frontale verschmelzen frühzeitig untereinander.

Die Entstehung der Knochen der Mundhöhle vollzieht sich bei den Anuren, wie die Untersuchungen von O. Hertwig ergeben, in vieler Hinsicht anders als bei den Urodelen. Die Unterschiede betreffen nicht nur die zeitlichen Verhältnisse, die schon er-

wähnt wurden, sondern auch die Art und Weise der Entstehung. Das genetische Verhältnis der Mundhöhlenknochen zu den Zähnen, das bei den Urodelen noch zum Ausdruck kommt, ist bei den Anuren

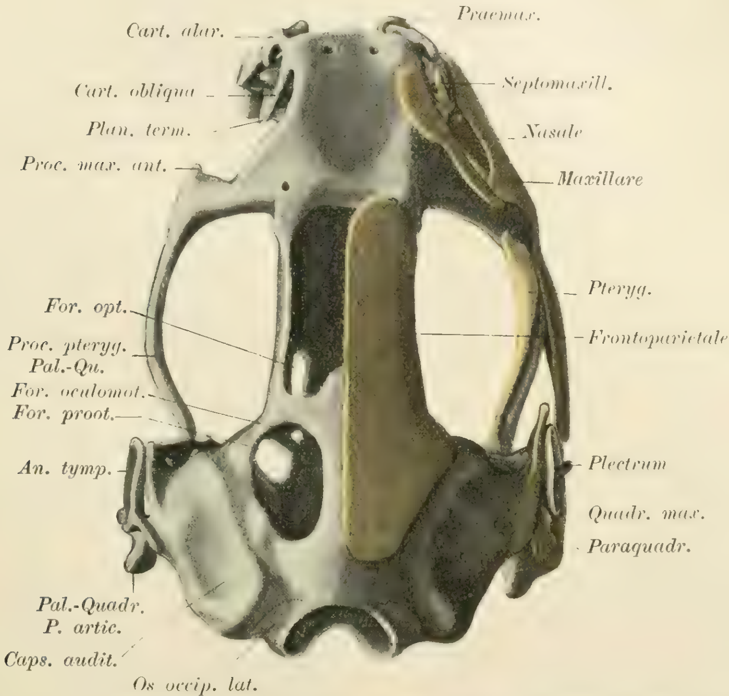


Fig. 377. Oberschädel eines jungen umgewandelten Frosches (Rana fusca) von 2 cm Länge. Linkerseits sind die Deckknochen fortgelassen. Dorsalansicht. Nach einem bei 25facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (von F. ZIEGLER kopiert). Verhältnis der Abbildung zum Modell = 4:9; die Abbildung entspricht also einer ca. 11fachen Vergr. der natürlichen Größe. Blau: Knorpel. Grau: Ersatzknochen. Gelb: Deckknochen.

nicht mehr erkennbar. Während bei den Urodelen die Zähne früher als die meisten Knochen (also in sehr früher embryonaler Zeit) angelegt werden, tritt bei den Anuren die Zahnbildung erst sehr spät auf, zu einer Zeit, wo das Skelett der Mundhöhle bereits in allen seinen Teilen fertig ist. Dieses späte Erscheinen der Zähne bei den Anuren hängt zusammen mit dem Vorhandensein des provisorischen Kauapparates (Hornkiefer und Hornzähne), den die Anurenlarven besitzen. Aus diesen zeitlichen Differenzen ergiebt sich dann ohne weiteres, daß bei den Anuren kein einziger Knochen mehr ontogenetisch aus einer Verschmelzung von Zähnen entsteht. Zähne und Knochen haben sich hier völlig voneinander emanzipiert und entwickeln sich selbständig: die Knochen durch Osteoblasten-Thätigkeit in einem sehr zellenreichen Gewebe.

Frontoparietale. Die gesonderten Anlagen eines Parietale und eines Frontale hat DUGÈS beschrieben: das Parietale entsteht am Dach der Labyrinth-, das Frontale an dem der Orbito-temporalregion. Die Verknöcherung beginnt lateral und schreitet gegen die Mittellinie vor. Die Verschmelzung beider Knochen zu einem Frontoparietale erfolgt sehr früh. Der Knochen ruht hinten auf der Ohrkapsel, dem Tectum synoticum, den Taen. tect. med. und Taen. tect. transv. und schließt die große Dach-

fontanelle der Labyrinthregion; im Gebiet der Orbito-temporalregion ruht er mit seiner lateralen Partie dem oberen Rande der Schädelseitenwand auf, das vorderste Ende schiebt sich auf das Dach der Nasenkapsel herauf.

Nasale. Entsteht als Deckknochen auf dem Dach der Nasenkapsel.

Septomaxillare. Tritt, Born zufolge, nach vollendeter Abschnürung des Thränennasenganges auf. Es zeigen sich zuerst feine Knochensplitter um die einer knorpeligen Stütze entbehrende äußere Seite des mittleren Blindsackes. Von da aus verbreiten sich die Knochensplitter und nehmen allmählich die Form des definitiven Knochens an. Das Septomaxillare ist also ein Deckknochen, der wie bei den Urodelen im Gebiete der hinteren Hälfte der Fenestra narina liegt, die Decke des mittleren Nasenraumes bilden hilft und den Kommunikationsgang zwischen dem oberen und dem mittleren Nasenraum umschließt. Zugleich deckt er die Nasenmündung des Thränennasenganges von oben oder umgiebt den Ductus mehr oder minder vollständig (Pelobates, Bombinator; nach Born).

Der kleine Knochen wurde von Dugès entdeckt und le cornet genannt. Parker nennt ihn Septomaxillare, Born bezeichnet ihn infolge seiner Beziehung zum Ductus nasolacrimalis als Lacrimale und homologisiert ihn dem einheitlichen Praefrontale der Urodelen. Die Unrichtigkeit dieser Anschauung geht daraus hervor, daß bei manchen Urodelen ein Septomaxillare in ganz ähnlicher Lage wie bei den Anuren vorhanden ist, neben einem typischen einheitlichen Praefrontale (s. Urodelen). Auch für die Annahme von Peter (1898), daß das Septomaxillare einem vorderen Praefrontale entspreche, sind bisher keine näheren Gründe angeführt worden. Was schließlich noch die Anschauung Born's betrifft, daß das Septomaxillare der Anuren dem Lacrimale der Amnioten entspreche, eine Anschauung, die schon von P. und F. Sarasin zurückgewiesen wurde, aber von Peter wieder vertreten wird, so ist dagegen zu sagen, daß die Saurier neben einem Praefontale und einem vom Ductus nasolacrimalis durchbohrten Lacrimale auch noch ein Septomaxillare in ganz ähnlicher Lage wie die Anuren besitzen. Da mir die Homologie des Septomaxillare der Anuren mit dem von Parker mit dem gleichen Namen bezeichneten Knochen der Urodelen und Saurier jetzt festzustehen scheint, so ist es begründet, den von mir 1896 gebrauchten Namen „Intranasale“ zu Gunsten der älteren Parker'schen Bezeichnung wieder fallen zu lassen. Ein Homologon besitzen die Apoden (s. diese).

Paraquadratum. Entsteht zu einer Zeit, wo das Palatoquadratum noch die Larvenstellung einnimmt (bei Larven von R. fusca kurz vor der Befreiung der Vorderbeine, also mit schon beträchtlich reduziertem Schwanze), d. h. während das Quadrato-mandibulargelenk noch weit vorn unter der Orbitalregion steht, und zwar als knöcherne Auflagerung an der Außenfläche des Proc. muscularis s. orbitalis, dicht am Vorderrande dieser breiten aufsteigenden Platte (Gaupp 1894). Es ist also ein Deckknochen an der lateralen Seite des Palatoquadratums. Während der Metamorphose wird der Knochen mit dem Palatoquadratum kaudalwärts verlagert und breitet sich dann auch auf die Ohrkapsel aus. Auch der Proc. zygomaticus entsteht erst nach der Metamorphose.

Quadrato-maxillare. Schon bei 15 mm langen Larven von R. fusca erstreckt sich ein Bandzug von der Pars articularis palatoquadrati nach vorn-innen zur vorderen äußeren Ecke des Trabekelhornes, somit die Kaumuskulatur von außen umgürtend. Hinten schließen sich die ihm eingelagerten Kerne direkt an das Quadratum an. Nach Verschwinden des vorderen Abschnittes des Trabekelhornes, Bildung der Nasenkapsel und Auftreten der knöchernen Maxilla verbindet jenes Ligament den Gelenkteil des Palatoquadratums mit dem hinteren Ende der Maxilla. Seine Verknöcherung beginnt schon während der Metamorphose, und zwar vom kaudalen Ende aus. Bei der Metamorphose bleibt der Knochen dem Palatoquadratum eng angeschlossen und erlangt später zu demselben eine noch innigere Beziehung, indem sich die Verknöcherung von dem Quadrato-maxillare aus auf das Perichondrium jenes, und endlich auch in den Knorpel selbst fortsetzt (Gaupp 1894). Hier ergreift er ziemlich den ganzen lateralen Höcker der Pars articularis palatoquadrati. Daher ist beim erwachsenen Tier das Quadrato-maxillare ohne Zerstörung des Palatoquadratums nicht zu entfernen.

Parasphenoid. Entsteht schon bei Larven mit sehr kurzen hinteren Extremitäten (dem Stadium der Fig. 366 entprechend), während in der Orbito-temporalregion noch eine weite Fenestra basicranialis anterior besteht. Die dünne Knochenlamelle bildet sich zuerst unter dem vorderen Teil der Basalplatte und dehnt sich von hier weiter aus. Die erwähnte Fontanelle, in der die Hypophyse liegt, erhält so erst einen knöchernen Boden durch das Parasphenoid, bevor die Bildung des Knorpelbodens erfolgt. Der Knochen bleibt zahnlos.

Praemaxillare. Entsteht während der Metamorphose, zu einer Zeit, wo die Trabekelhörner und Lippenknorpel noch intakt sind, und die unteren Pränasal-

knorpel den Trabekelhörnern aufliegen (Fig. 368). Es bildet sich zuerst der Proc. praenasalis als eine Knochenlamelle, die dem oberen und dem unteren Pränasalknorpel vorn und lateral anliegt; von ihr aus entwickelt sich dann die mediale Lamelle, medial von den genannten Fortsätzen, nach hinten hin, während die Trabekelhörner resorbiert werden. Die Pars palatina wächst ventral von der Intermaxillardrüse nach hinten vor. Die Verwachsung mit den Zähnen erfolgt spät.

Maxillare. Entsteht ebenfalls während der Metamorphose, wenn die Trabekelhörner und Lippenknorpel noch intakt sind, und das Nasenskelett über den Trabekelhörnern schon verknorpelt ist. Zuerst verknöchert der Teil, der dem Proc. maxillaris anterior anliegt, und von hier aus entwickelt sich der Knochen nach vorn und hinten weiter, legt sich vorn an den lateralen Umfang des vorderen Nasenkapselabschnittes, hinten an das Planum triangulare (Seitenwand des hinteren Kapselabschnittes) und den Proc. maxillaris posterior an. Weiterhin verläßt er diesen und damit die knorpelige Unterlage und wächst dem Quadrato-maxillare entgegen. Die Verwachsung mit den Zähnen erfolgt auch beim Maxillare spät.

Vomer und Palatinum entstehen an der Unterfläche der Nasenkapsel ziemlich spät, erst nach der Metamorphose. Ersterer verbindet sich mit Zähnen, letzteres bleibt zahnlos.

Pterygoid. Entsteht, noch bevor die Stellungsänderung des Palatoquadratums beendet ist, am dorsalen Umfang des Proc. pterygoideus palatoquadrati, den es weiterhin auch von der Medialseite umwächst. Bleibt zahnlos.

Knochen des Unterkiefers.

Das Hauptstück des primordialen Unterkiefers (auch die Pars articularis) bleibt auch im erwachsenen Tier (Rana) knorpelig erhalten. Nur das vorderste Stück, das bei der Larve als Infrarostrale fungierte, erhält eine perichondrale Knochenscheide, doch bleibt auch in dieser ein Rest des Knorpels zeitlebens erhalten, so daß das so gebildete Mentomandibulare auf einer primitiven Entwickelungsstufe eines Ersatzknochens stehen bleibt. Auch ist es nicht selbständig, sondern entsteht, indem sich die Verknöcherung vom Dentale aus auf das Perichondrium des Infrarostrale fortsetzt, so daß der Knochen später nur den vordersten Teil des Dentale bildet. Von Deckknochen sind ein Dentale und ein Angulare vorhanden; ein Operculare, das schon bei den Urodelen inkonstant ist, kommt bei den Anuren nicht zur Entwickelung. Da dem Unterkiefer der Anuren die Zähne mangeln, so entsteht auch das Dentale ohne Beteiligung von solchen.

Knochen des Hyobranchialskelettes.

Der größte Teil des Hyoids bleibt knorpelig, Ersatzknochen treten nur an die Stelle der beiden Proc. postero-mediales. Doch bleiben auch von diesen die Spitzen knorpelig. An der Ventralfläche des Zungenbeinkörpers entsteht bei manchen Anuren (Alytes, Pelodytes) ein unpaarer V- oder H-förmig gestalteter Deckknochen, der zum Teil in den M. hyoglossus eingelagert ist (Ridewood). Seine Entwickelung wurde noch nicht verfolgt.

Apoden.

Ueber die Entwickelung des Apodenschädels liegt nur eine ausführlichere Darstellung vor: die von Peter (1898), die die Entwickelung des Schädels von Ichthyophis glutinosus auf Grund des von den Vettern Sarasin gesammelten Materiales behandelt. Das Hyobranchialskelett ist in ihr nicht mitberücksichtigt; Angaben von P. und F. Sarasin ergänzen diese Lücke teilweise.

Wie bei den Urodelen, so beginnt auch bei Ichthyophis die Knochenbildung sehr frühzeitig, noch während die Ausbildung des Primordialcraniums im Gange ist. Trotzdem ist im Nachfolgenden,

wie auch bei Peter, die Schilderung der Knochenentwickelung als besonderes Kapitel an die Darstellung des Primordialcraniums angeschlossen.

Peter kommt zu dem Schlusse, daß der Apodenschädel von dem Urodelenschädel ableitbar ist, und daß die grabende Lebensweise der Cäcilien die Ursache abgab, die den ursprünglichen Urodelenschädel in so bedeutender Weise veränderte. Im einzelnen ergeben sich interessante Analogieen mit dem Schädel der Amphisbaeniden, der in ähnlicher Weise einen durch das Graben umgeänderten Saurierschädel repräsentiert.

I. Das Primordialcranium von Ichthyophis glutinosus.

Schon bei dem jüngsten von Peter untersuchten Embryo (Embryo mit großem, noch nicht gewundenen Dotter und kurzen Kiemen, etwa gleich Fig. 38, Taf. IV des Sarasin'schen Werkes) war das ganze Primordialcranium mehr oder weniger deutlich vorknorpelig ausgebildet, so daß die ersten Anlagen desselben nicht festgestellt werden konnten. Da sich jedoch eine in wichtigeren Punkten sehr beträchtliche Aehnlichkeit des Primordialcraniums von Ichthyophis mit dem der Urodelen konstatieren ließ, so glaubt Peter auch bezüglich der Entwickelung völlige Uebereinstimmung voraussetzen zu dürfen.

A. Neuraler Teil des Primordialcraniums.

Schon das vorknorpelige Primordialcranium zeigt im großen und ganzen die gleichen Verhältnisse wie das spätere knorpelige; es wandelt sich später einfach in echten Knorpel um, ohne diesem eine weitere Ausbreitung zu gestatten. Größere Veränderungen im Laufe der Entwickelung zeigt nur die Ethmoidalregion; in den übrigen Regionen sind die Unterschiede zwischen dem vorknorpeligen und dem knorpeligen Zustand nur geringfügig, aber immerhin durch ihren Charakter von Interesse: bei dem jüngsten von Peter untersuchten Stadium wurde noch ein verhältnismäßig größerer Raum vom vorknorpeligen Primordialcranium eingenommen, als das später beim fertigen Knorpel der Fall ist, „ein Beweis für bedeutendere Entwickelung des Knorpelschädels bei den Vorfahren der Cäcilien und für die selbst bis ins Embryonalstadium reichende Wirkung der Reduktion". Letzteres gilt besonders von der Basis des chordalen Schädelabschnittes.

Das Primordialcranium in seiner höchsten Ausbildung ist seiner allgemeinen Form nach ohne Schwierigkeit auf das der Urodelen zurückzuführen. Anklänge an die Anuren fehlen völlig. Ein ganz besonders charakteristisches Merkmal des Ichthyophiscraniums liegt aber in der geringen Entwickelung des Knorpels überhaupt. An Stelle kompakter Massen findet sich (Fig. 378) vielfach nur ein zartes Sparrenwerk, das große Oeffnungen in weitem Bogen umkreist, und wo zusammenhängende Platten vorhanden sind, erweisen sich auch diese als außerordentlich zart und dünn. Unter Bezugnahme auf die am Ranacranium gemachten Erfahrungen, nach denen bei der Bildung des Primordialcraniums sich zuerst ein Gerüst anlegt, das in großen Zügen die definitive Form vorzeichnet und sich aus einzelnen, die Nerven- und sonstigen Oeffnungen weit umkreisenden Spangen zusammensetzt (Gaupp 1893, s. o. p. 723, 727), definiert Peter die Form des Primordialcraniums von Ichthyophis als ein Embryonalstadium eines Knorpelschädels, das nicht überschritten wird, weil der Knorpelschädel seine Bedeutung verloren hat. Phylogenetisch handelt

es sich natürlich um einen Reduktionszustand, der in der Ontogenese dadurch hergestellt wird, daß ein embryonales Verhalten beibehalten wird, und die letzten Stadien, die zur Vervollkommnung führen sollten, eliminiert werden.

Im speciellen sind die Formverhältnisse aus der Fig. 378 leicht erkennbar; bei der nachfolgenden Schilderung gebrauche ich zum Teil eigene, von den PETER'schen abweichende Bezeichnungen.

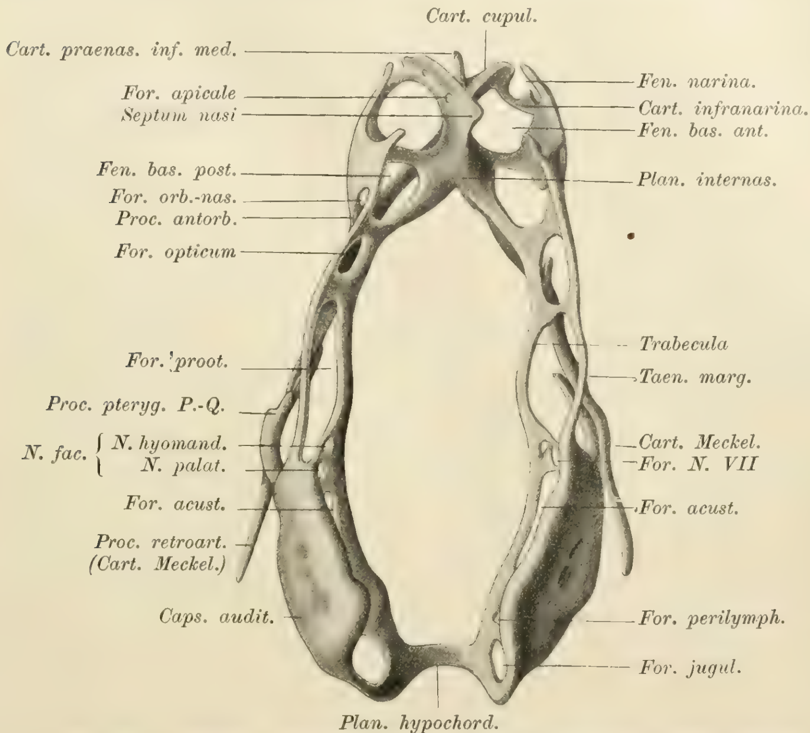


Fig. 378. Neurales Primordialcranium und Kieferbogen eines Embryo von Ichthyophis glutinosus, von der Dorsalseite. Vergr. 20:1. Nach PETER.

Die Occipitalregion, von sehr geringer Ausdehnung, zeigt die 2 Condyli occipitales zur Verbindung mit dem Atlas, untereinander verbunden durch eine schmale, basal gelagerte Spange, die Hypochordalplatte (Occipitalplatte PETER), und aufwärts in je eine schmale Spange verlängert, die als laterale Begrenzung des Foramen occipitale magnum und zugleich hinter dem Vagus aufsteigt und sich über dem letzteren mit der Ohrkapsel verbindet. Die Hypochordalplatte repräsentiert am ausgebildeten Knorpelschädel einzig und allein die Basis des Cavum cranii, während sich durch die Labyrinth- und Orbito-temporalregion eine große Bodenfontanelle (Fenestra basicranialis communis) ausdehnt.

Schon auf dem frühesten Stadium fand PETER den (jungknorpeligen) Hinterhauptsteil im Zusammenhange mit der Labyrinthkapsel. Die Chorda dorsalis war noch gut entwickelt, die Occipitalplatte ließ deutlich 2 parachordale Hälften erkennen, die durch eine noch dünne hypochordale Kommissur verbunden waren. Somit vollzieht sich die Ausbildung der einheitlichen Occipitalplatte wie bei den

Urodelen (paarige Anlage, nachträgliche hypochordale Vereinigung beider Hälften). Die Ausdehnung der Occipitalplatte (in sagittaler Richtung) ist auf den jüngeren Stadien beträchtlicher als später: es findet also noch während des Embryonallebens eine Reduktion der Platte statt.

Die Chorda dorsalis erstreckt sich auf dem frühesten Stadium nach vorn bis an die bereits vom Mundepithel abgeschnürte Hypophyse. Nur ihr hinterster Abschnitt liegt, nach seinem Austritt aus dem Atlas, der Occipitalplatte auf, weiter vorn liegt sie frei im subcerebralen Bindegewebe. Der gesamte Schädelteil der Chorda dorsalis geht noch während des Eilebens zu Grunde.

Für die Auffassung der Occipitalregion von großer Wichtigkeit ist der Nachweis eines N. occipitalis (im Sinne Fürbringer's), der Peter gelang. Der Nerv, der sich durchaus wie ein spinaler verhält, tritt zusammen mit dem Vagus durch das Foramen jugulare aus, wird aber von jenem schon embryonal durch eine Bindegewebsbrücke getrennt. Bei der Verknöcherung wird er in einen eigenen Knochenkanal eingebettet. Sein Vorhandensein spricht zu Gunsten der Anschauung Fürbringer's, daß der Hinterhauptsteil des Amphibienschädels einem Multiplum von primären Occipitalwirbeln entspricht (s. p. 691).

Labyrinthregion. Die Ohrkapsel bietet in ihren Hauptzügen die gleichen Verhältnisse wie die der Urodelen, nur ist sie bedeutend zarter und zeigt außer der sehr großen Fenestra vestibuli und den 3 typischen aber stark erweiterten Oeffnungen der Innenwand (Foramen perilymphaticum, For. endolymphaticum, For. acusticum) noch einige weitere Oeffnungen an verschiedenen Stellen, die keine Wichtigkeit beanspruchen und auch im Vorknorpelstadium noch nicht vorhanden sind. Auch hier ist also ontogenetisch eine Reduktion des Primordialcraniums festzustellen. Ein Tectum synoticum fehlt und ist nur durch schmale Leisten an beiden Ohrkapseln angedeutet. Hinten ist die Ohrkapsel mit dem Occipitalteil verbunden und zwar sowohl basal, als auch über dem Vagus mit dem oberen Ende des Occipitalbogens. So wird das Foramen jugulare gebildet. Unterhalb der vorderen Kuppel der Ohrkapsel besteht, wie bei manchen Urodelen (Amphiuma, Siredon), eine selbständige Austrittsöffnung des N. facialis, die hier bei Ichthyophis allerdings (wie die Foramina alle) sehr groß ist, so daß ihre vordere und ihre basale Begrenzung nur durch dünne Knorpelspangen gebildet wird. Die basale Begrenzungsspange (Repräsentant der Basalplatte, die im übrigen fast ganz fehlt) hängt hinten mit dem Boden der Ohrkapsel zusammen und geht vorn in die Trabecula baseos cranii über. Der R. palatinus besitzt eine eigene Austrittsöffnung, die diese basale Spange durchbohrt.

Von der dorsalen Ohrkapselkante aus zieht die dorsale Randspange der Orbito-temporalregion nach vorn.

Im Innern der Ohrkapsel bestehen nur 3 sehr schmale Brücken, die die Räume der 3 Bogengänge unvollständig von dem Hauptraum der Kapsel trennen.

Die Columella auris ist im Knorpelstadium ein einheitliches Gebilde, an dem ein Operculum und ein Stilus zu unterscheiden sind. Das Operculum besitzt allerdings die Form eines dünnen Stabes und vermag somit die sehr weite Fenestra vestibuli, in deren Bereich es liegt, durchaus nicht zu verschließen: kernreiches Gewebe füllt den Raum zwischen ihm und den Fensterrändern aus. Der Stilus besitzt eine Oeffnung, die von der A. stapedia durchsetzt wird und legt sich mit seinem vorderen Ende an den hinteren Umfang des Palatoquadratums an. Die Anlage des Operculums ist auf jüngeren Stadien durchaus einheitlich mit der der Ohrkapsel: die Ohrcolumella schnürt sich von der Ohrkapsel ab und wächst von dieser aus. Das distale

Columellaende und das Palatoquadratum werden anfangs durch eine Gewebsschicht getrennt, später bildet sich zwischen ihnen ein Gelenk aus. Das distale Ende des Stilus ist möglicherweise gesonderten Ursprungs (vom Quadratum?). —

Das Skelett der Orbito-temporalregion ist ganz besonders reduciert. Hier fehlt jede Spur von Decken- oder Bodenbildung; nur eine aus dünnen Spangen bestehende Seitenwand ist vorhanden. Zwei dieser Spangen ziehen jederseits fast parallel nach vorn: die eine, ventrale, ist die Trabecula baseos cranii und direkte Fortsetzung der basalen Spange unter dem Facialisloch; die andere, dorsale, schließt sich an die vordere Kuppel der Ohrkapsel an und entspricht dem orbito-temporalen Abschnitt der dorsalen Randspange (Taenia marginalis). Zwei vertikale Stäbe verbinden die beiden Längsspangen und begrenzen so 2 große Oeffnungen: eine hintere für den N. trigeminus und eine vordere für den N. opticus (For. prooticum und For. opticum).

Die Skelettteile der Ethmoidalregion entstehen am spätesten und machen während des Embryonal- und Larvenlebens die meisten Umwandlungen durch.

Dies hängt vor allen Dingen ab von der Lageveränderung, die das Geruchsorgan in Beziehung auf das Gehirn durchmacht. Im frühesten Stadium liegen die Nasensäcke vollständig seitlich und ventral vom Gehirn; erst allmählich lagern sie sich vor das Gehirn. Das hat eine entsprechende Lageänderung der Skelettteile zur Folge, die sogar die Orbito-temporalregion in Mitleidenschaft zieht: das For. opticum liegt in frühen Stadien nicht rein vor, sondern teilweise unter dem For. prooticum.

Die Differenzierung des Skeletts erfolgt in der Richtung von hinten nach vorn, so daß die hinteren Partieen bereits Vorknorpelcharakter angenommen haben, wenn die vorderen noch erst aus einem zellreichen Gewebe bestehen. Zur Ausbildung kommen mediane, basale, laterale, sowie hintere und vordere Knorpelpartieen, während an der Decke die Knorpelbildung ausbleibt. Die medianen und die dorsalen seitlichen Partieen verknorpeln im Anschluß an die Trabekel und die dorsalen Randspangen, während die seitlich-unteren Knorpelzüge ohne Anschluß an diese Gebilde für sich aus dem perirhinischen Gewebe entstehen. Die Trabekel beider Seiten konvergieren vorn und vereinen sich zu der Internasalplatte, die sich weiter vorn zu einem medianen, schon in der Anlage einheitlichen Septum erhebt. Von der Septalanlage nach außen differenzieren sich vorn Cartilagines cupulares (Kuppelknorpel), um den vorderen Abschluß beider Kapseln zu bilden. Zwischen ihnen verlängert sich aber das Septum zu einem unpaaren Fortsatz: Cartilago praenasalis inferior media. Die Taenia marginalis der Orbito-temporalregion setzt sich in die Hinter- und Seitenwand der Nasenkapsel fort, in die auch der an typischer Stelle vom Schädelbalken aus sich bildende Processus antorbitalis übergeht. In der Konfiguration des Seitenwandknorpels der Nasenkapsel zeigen sich Urodelen- wie Anurenmerkmale. Vorn besteht eine große Fenestra narina, vorn durch die Cart. cupularis, dorsal durch eine Cart. obliqua, ventral durch eine Cart. infranarina begrenzt (in Fig. 378 hat die Cart. obliqua die vordere Kuppel noch nicht erreicht, daher ist die Fen. narina dorsal noch nicht ganz geschlossen). Beide Knorpelspangen gehen hinter der Fen. narina in den ausgedehntesten Teil der Nasenseitenwand über, der mit seiner vorderen Partie offenbar dem Planum

conchale der anderen Amphibien entspricht. Die ventrale Hälfte derselben schließt mit freiem kaudalen und ventralen Rande ab (eine Andeutung einer Cart. ectochoanalis scheint in späteren Stadien sich auszubilden, aber ohne den Proc. antorbitalis zu erreichen); die dorsale Hälfte setzt sich dagegen in die seitliche Wand des hinteren Nasenkapselabschnittes fort, in deren unteren Rand der Proc. antorbitalis, und in deren oberen Rand die Taenia marginalis übergehen. Von der Gegend des Planum conchale aus entwickelt sich schließlich noch ein queres, basal gelagertes Knorpelband, das den unteren Rand des Planum conchale mit der Basis des Septums verbindet.

Durch die geschilderten Knorpelpartieen werden mehrere große Oeffnungen begrenzt. Zunächst eine sehr ausgedehnte Fenestra dorsalis, die bei dem völligen Mangel eines Nasendaches sich über beide Hälften der Kapsel ausdehnt und hinten auch mit den Foramina olfactoria zusammenfließt. Die Fenestra narina wurde schon genannt. An der Basis wird durch die basale quere Knorpelspange eine Fenestra basalis anterior, die keine besondere Bedeutung besitzt, von der Fen. basalis posterior s. choanalis abgetrennt, die für die Choane bestimmt ist. Dieses Fenster fließt hinter dem Planum conchale zusammen mit einer seitlichen Lücke, die der Fen. infraconchalis der Urodelen entsprechen würde. Diese bleibt aber von der großen Fenestra dorsalis getrennt. Von kleineren Nervenlöchern sind zu nennen das For. orbitonasale über dem Proc. antorbitalis (Eintritt des N. ethmoidalis in die Nasenkapsel), dann vorn neben dem Septum im Kuppelknorpel das For. apicale (Austritt des N. medialis nasi), und schließlich in der Seitenwand über dem Planum conchale eine Austrittsöffnung für den N. lateralis nasi, die ich Foramen epiphaniale nenne. (In der Figur nicht sichtbar; über die Bezeichnung s. p. 587.)

Im ganzen ist somit auch am Ethmoidalskelett der Amphibien- und besonders der Urodelentypus erkennbar, trotz der mancherlei Besonderheiten, die auf Kosten der bedeutenden Ausbildung des Geruchsorganes selbst und der bedeckenden Knochen kommen. Letzterem Moment ist vor allem die Lückenhaftigkeit zuzuschreiben, die die Kapsel selbst im Zustande höchster Ausbildung zeigt. Sehr auffallend ist der völlige Mangel einer knorpeligen Decke, womit auch der mangelnde Abschluß des For. olfactorium in Verbindung steht. Die quere Bodenspange hat dagegen Ichthyophis vor den meisten Urodelen voraus (vorhanden bei Amphiuma p. 701). In dem Besitz eines unpaaren Septums schließlich repräsentiert Ichthyophis einen primitiveren Zustand als die meisten Salamandriden und schließt sich gewissen Ichthyoden an.

Im Laufe der weiteren Entwickelung wird die Nase bedeutend flacher und länger; auch das Septum flacht sich ab. Die Kuppelknorpel vergrößern sich noch und bilden ein Dach für den vordersten Teil der Nase sowie eine Kuppel für den vorderen Blindsack; auch für den hinteren Blindsack wird eine knorpelige Umhüllung geschaffen und der Choanenschleimbeutel schärfer von dem Nasensack mit dem Jacobson'schen Organ getrennt. Daneben beginnen sehr früh Prozesse der Knorpelzerstörung: der Knorpel wird teils durch Knochen ersetzt, teils in Bindegewebe umgewandelt, so daß außer dem vorderen Teil des Septums mit dem Pränasalknorpel nur die vordere Kuppel und in Verbindung mit dieser ein oberes und ein unteres Stück der Seitenwand erhalten bleiben. Aber auch diese Teile zeigen nicht mehr den ausgesprochenen Charakter des hyalinen Knorpels: die Kapseln sind verloren gegangen, und die zahlreichen Zellen liegen in einer strukturlosen, festen Zwischensubstanz, die sich nur durch stärkere Tinktionsfähigkeit von dem die Knochen trennenden Bindegewebe unterscheidet.

Schicksal des neuralen Primordialcraniums. Zum bei weitem größten Teile geht das Knorpelcranium völlig zu Grunde; nur geringe Reste — am reichlichsten in der Ethmoidalregion — erhalten sich beim ausgebildeten Tier. Das Zugrundegehen des Knorpels ist an den meisten Stellen eine Folge des Auftretens perichondraler

Knochen, an einigen anderen ist es unabhängig vom Knochen und besteht in einer Umwandlung des Knorpels in Bindegewebe.

B. Visceraler Teil des Primordialcraniums.

Kieferbogen. Das Palatoquadratum von Ichthyophis ist im Knorpelstadium von dem der übrigen Amphibien vor allen Dingen dadurch ausgezeichnet, daß es keine Verbindung mit dem neuralen Cranium eingeht, sondern frei neben dem vordersten Teil der Labyrinthkapsel liegt. An dem Körper des Quadratums findet sich der Gelenkhöcker zur Verbindung mit dem MECKEL'schen Knorpel, und ferner gehen zwei Fortsätze von ihm aus: der Proc. ascendens und der Proc. pterygoideus (die Pars palatina). Mit dem letzteren durch eine dichte Zellanhäufung verbunden und in seiner direkten vorderen Verlängerung findet sich noch ein Knorpelstab, der wieder in zwei Teile gespalten sein kann: offenbar ist er gleichen Ursprungs wie der Proc. pterygoideus. Ein Proc. oticus ist nur schwach angedeutet, ein Proc. basalis fehlt gänzlich.

Am MECKEL'schen Knorpel ist der sehr lange Proc. retroarticularis besonders auffallend und erwähnenswert (Fig. 378).

Der Proc. pterygoideus des Palatoquadratums tritt, wie bei den Urodelen, so auch bei Ichthyophis, sehr spät auf. Seine Zerfällung in einzelne Stücke, von denen das vorderste sehr weit nach vorn reicht, kann in dem gleichen Sinne aufgefaßt werden, wie das analoge Verhalten bei den Urodelen: als Andeutung dafür, daß der Fortsatz früher weiter nach vorn reichte (s. p. 703). WINSLOW (1898) postuliert daraufhin eine sehr primitive Form der Amphibien als Stammform von Ichthyophis, im Anschluß an die oben (p. 703) erörterte Anschauung, daß der weit nach vorn reichende Proc. pterygoideus (wie ihn Ranodon und die Anuren zeigen) ein primitives Merkmal darstellt. Darin unterscheidet sich WINSLOW's allgemeine Schlußfolgerung etwas von der PETER's, der mehr einen direkten Urodelenursprung der Cäcilien annimmt. Die Frage, ob die Selbständigkeit des Palatoquadratums vom neuralen Schädel, phylogenetisch betrachtet, ein primitives Merkmal darstellt, oder ob es sich hierbei um eine sekundäre Wiederloslösung handelt, läßt sich zur Zeit noch nicht entscheiden.

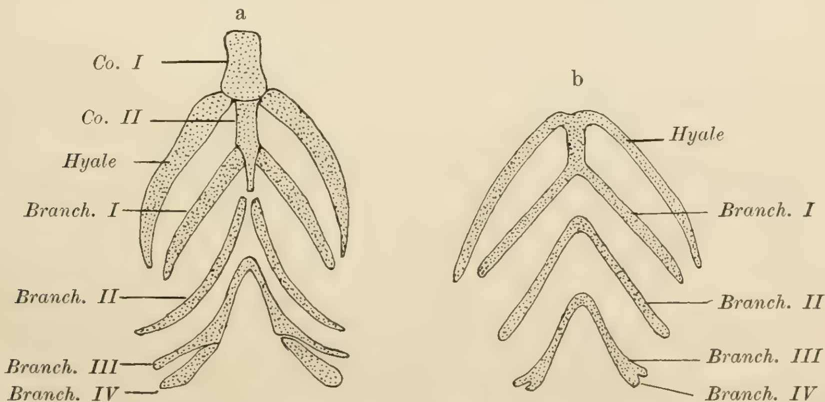


Fig. 379. Hyobranchialskelett von Ichthyophis glutinosus. Nach P. und F. SARASIN. a larvaler Zustand; etwa 8mal vergr. b ausgebildeter Zustand; etwa 4mal vergr.

Hyobranchialskelett. Die erste Entstehung des Hyobranchialskelettes ist unbekannt. Der verknorpelte Apparat der Larve von Ichthyophis glut. zeigt manche Abweichungen von dem der Salamandridenlarven (Fig. 379a). Es sind, nach der Darstellung von P. und

F. Sarasin, zwei Copulae vorhanden: an die Copula I legen sich seitlich die beiderseitigen Hyalia an, an die dahinter folgende Copula II seitlich die beiderseitigen Branchiala I und an ihre kaudale Spitze die Branchialia II. Die Copula I ist wohl als Basihyale aufzufassen (s. Anuren). Das Hyale wie die 4 Branchialia sind ungegliedert. Im Gegensatz zu den Urodelen erreichen die Branchialia III die Mittellinie und sind hier sogar untereinander (in einiger Entfernung hinter der 2. Copula) verschmolzen; die medialen Enden der Branchialia IV erreichen die Mittellinie nicht, sondern legen sich an den hinteren Rand ihrer Vordermänner an.

Im jungen Embryonalstadium findet Peter noch ein Verbindungsstück zwischen dem 2. und 3. Branchialbogen, das schon embryonal verloren geht. Wo es liegt, wird nicht gesagt.

Die Metamorphose ist noch nicht genau verfolgt worden; die bei ihr sich vollziehenden Umänderungen sind nur aus dem Zustand des Hyobranchialskelettes des erwachsenen Tieres zu erschließen. Auch dieses ist ganz knorpelig (Fig. 379b). Eine Copula I ist nicht mehr vorhanden; die beiderseitigen Hyalia sind in der ventralen Mittellinie untereinander verschmolzen und hängen außerdem durch ein unpaares, offenbar aus der Copula II hervorgegangenes Knorpelstück mit den Branchialia II zusammen. Die Branchialia II haben die Verbindung mit der Copula verloren, ihre ventralen Enden sind untereinander verschmolzen; letzteres gilt auch noch von den Branchialia III. Als Rudiment des Branchiale IV betrachten P. und F. Sarasin eine kleine mediale Zacke am distalen Ende des Branchiale III.

Daß durch das Vorhandensein zweier Copulae bei der Ichthyophislarve die Verhältnisse der Anurenlarven eine Erklärung finden, wurde oben bemerkt (p. 741).

II. Die Schädelknochen von Ichthyophis glutinosus.

Die Entwickelung der Schädelknochen von Ichthyophis, wie sie durch Peter beschrieben worden ist, bietet manche an die Verhältnisse bei Teleostiern erinnernde Erscheinungen. Dahin gehört es, daß manche Knochen, die perichondral entstehen und sich auch weiterhin wie richtige Ersatzknochen verhalten, doch zugleich ein starkes chondrifugales Wachstum zeigen, indem sich die Ossifikation auf Gewebspartieen fortsetzt, die nicht vorher verknorpeln. In einigen Fällen sind diese Gewebspartieen offenbar als Teile der Anlage des Primordialcraniums aufzufassen, die nicht zur Verknorpelung kamen, wie das vielfach bei Teleostiern beobachtet wird; in anderen Fällen handelt es sich um Bindegewebe in der Nachbarschaft des Knorpels, dem jene Bedeutung sicherlich nicht zukommt. Daneben kommen wie bei den Teleostiern frühzeitige Konkrescenzen von Deck- und Ersatzknochen vor, ja selbst einheitliche Entstehung eines Skelettstückes, das doch offenbar als Compositum aus einer Ersatz- und einer Deckknochenkomponente aufzufassen ist (Articulare-Angulare). Die Knochenbildung beginnt sehr früh.

Knochen im Gebiete des Oberschädels.

a) Ersatzknochen. Als ein Großknochen (P. und F. Sarasin), der aus der Ossifikation der Occipital-, der Labyrinth- und eines Teils der Orbito-temporalregion beider Seiten hervorgeht, und an dessen Aufbau sich auch noch das Parasphenoid beteiligt, erscheint der Basalknochen; an Stelle des vorderen Teiles der Orbito-temporalregion

und des größten Gebietes der Ethmoidalregion tritt das Ethmoidale; weitere Ersatzknochen im Bereiche des Oberschädels sind das Columellare und das Quadratum.

Basalknochen (Sarasin). Dehnt sich bei Ichthyophis über ein Gebiet aus, das bei den Urodelen von einer größeren Anzahl verschiedener Knochen (Pleurooccipitalia, Prootica, Parasphenoid) eingenommen wird. Indessen sind diese Stücke, nach Peter, auch in der embryonalen Anlage nicht alle isoliert nachweisbar, vielmehr besteht der Knochen bei Embryonen nur aus drei Stücken: dem unpaaren Parasphenoid und den beiden paarigen Knochen, die aus der Verknöcherung des gesamten Primordialcraniums der Occipital-, Labyrinth- und halben Orbito-temporalregion hervorgehen. Von diesem ganzen Gebiet, das seine vordere Grenze in der Mitte des Opticusfensters hat, bleibt jederseits nur die Gelenkfläche des Condylus occipitalis knorpelig. Der mittelste Teil der Occipitalplatte (die hypochordale Kommissur) verknöchert ebenfalls nicht, sondern degeneriert zu Bindegewebe.

Bei der Verknöcherung des genannten Abschnittes des Primordialcraniums tritt die umhüllende perichondrale Knochenschale fast gleichzeitig um den ganzen Knorpel auf. Es lassen sich bestimmte Centren der Knochenbildung (die dem Pleuroccipitale und dem Prooticum entsprechen) nicht nachweisen. Der in nächster Nachbarschaft des Knorpels, im Perichondrium, auftretende Knochen beschränkt sich aber nicht darauf, den Knorpel zu ersetzen, sondern er äußert auch ein sehr bedeutendes chondrifugales Wachstum, d. h. er dehnt sich in das umgebende Bindegewebe aus. So kommt es auch zu einem knöchernen Dach in der Occipitalregion, trotzdem ein knorpeliges Dach hier niemals besteht. Bei der Verknöcherung ossifiziert auch die oben erwähnte Bindegewebsbrücke, die den N. occipitalis vom N. vagus trennt. Das Parasphenoid entsteht als Deckknochen.

Die erste Anlage des Basalknochens fällt bereits in ein frühes Embryonalstadium; die Verschmelzung des Parasphenoids mit den beiden primordialen Komponenten erfolgt aber erst spät. Noch die älteste von Peter untersuchte Larve (von 16 cm Länge, Kiemenloch geschlossen, Flossensaum geschwunden) zeigte die einzelnen Stücke nur durch Naht verbunden. Die einheitliche Verknöcherung der Occipital- und Labyrinthgegend des Chondrocraniums kann als eine fusion primordiale im Sinne von Dugès gedeutet werden.

Ethmoidale. Der sehr kompliziert gestaltete Knochen, der als Ethmoidale bezeichnet wird, ist auch seiner Genese nach sehr eigenartig: zum Teil entsteht er auf der knorpeligen Grundlage des Skelettes der Ethmoidalregion und der vorderen Hälfte der Orbito-temporalregion, zum Teil ohne knorpelige Vorbildung. Entsprechend der späten Ausbildung des knorpeligen Ethmoidalskelettes entsteht auch das Os ethmoidale als letzter von allen Knochen; erst am Ende der Embryonalzeit treten die ersten Ossifikationen auf. Das Septum des Knochens ist in seinem vorderen Teil knorpelig präformiert, von hier aus setzt sich aber die Ossifikation nach hinten zwischen die Lobi olfactorii ohne knorpelige Grundlage fort. Die Lamina praecerebralis (Lamina cribrosa, Autt.; Scheidewand zwischen dem Cavum cranii und dem Cavum nasale) entsteht ohne knorpelige Vorbildung auf bindegewebiger Grundlage. Die lateralen und die basalen Abschnitte (vordere Schalen, Proc. conchoides und hintere Schale, nach der Sarasin'schen Nomenklatur) sind zum größten Teil knorpelig präformiert (hinterer Teil des ethmoidalen, vorderer Teil des orbitalen Skelettes); zwischen den verknöchernden vorderen Abschnitten der Trabecula und der dorsalen Randspange jeder Seite entsteht Knochen ohne knorpelige Präformation als Seitenbegrenzung der hinteren Schalen. Die Verknöcherung beginnt im Septum.

Die Aehnlichkeit des Ethmoids der Apoden mit dem der Anuren ist naheliegend; gegenüber dem letzteren zeichnet sich das der Apoden durch die geringere Ausdehnung der knorpeligen Präformation aus. Auch die Homologie mit den beiderseitigen Orbito-sphenoidea der Urodelen ist wahrscheinlich (s. p. 744).

Columellare (Stapes). Bildet sich nach Peter völlig aus der primordialen Grundlage. Die Verknöcherung beginnt schon beim Embryo und zwar zuerst am Operculum; erst im späteren Embryonalleben überzieht sich auch der Stilus mit Knochen. Frei bleiben davon das distale Ende des Stieles (das mit dem Quadratum eine Gelenkverbindung eingeht) und das rostrale des Deckels. Die Pars opercularis wächst noch nach oben und unten etwas in die Breite, so daß sie zu einer ovalen, die Fenestra vestibuli verschließenden Platte wird. Das schon im Knorpelstadium vorhandene Loch des Stieles (für die A. stapedia) ist auch nach der Verknöcherung deutlich.

Quadratum. Das knorpelige Palatoquadratum verknöchert vollständig, mit Ausnahme der beiden Gelenkflächen für den Stiel der Columella und den Unter-

kiefer. Schon früh (Embryo mit gedrehtem Dotter und langen Kiemen) bildet sich eine Knochenschale um den ganzen Quadratknorpel mit Ausnahme des oberen Teiles des Proc. ascendens; dieser bleibt an seinem Ende knorpelig bis ins Larvenleben hinein. Von den perichondralen Knochenscheiden des Proc. ascendens und des Proc. pterygoideus wächst schließlich (spät) eine knöcherne Platte (Proc. jugalis, P. und F. Sarasin) aus, die den Zwischenraum zwischen den beiden genannten Fortsätzen ausfüllt. Sie war niemals knorpelig präformiert. Peter vergleicht diesen Fortsatz wegen seiner nur bindegewebigen Präformation mit dem vorderen, ebenfalls nur häutig präformierten Teil des Quadratomaxillare der Anuren.

b) Als Deckknochen des Oberschädels (außer dem schon beim Basale erwähnten Parasphenoid) kommen jederseits noch zur Entstehung: Parietale, Frontale, Nasale; Paraquadratum, Postfrontale, Praefrontale, Septomaxillare; Praemaxillare, Maxillare; Vomer, Palatinum, Pterygoid.

Ueber das Parietale, Frontale, Nasale, Post- und Praefrontale liegen Angaben nicht vor.

Paraquadratum (Squamosum, Wiedersheim; Jugale, P. und F. Sarasin). Entsteht nach Peter wie das Paraquadratum der Urodelen als Deckknochen am lateralen Umfang des Palatoquadratums und des vorderen Endes der Ohrkapsel. Die Verbindung mit dem Maxillare erfolgt erst sekundär im späten Larvenleben.

Das Septomaxillare (Nasale laterale, Wiedersheim; Turbinale, P. und F. Sarasin) ist ein Deckknochen in der lateralen Begrenzung des vorderen Teiles des Nasensackes. Die Homologisierung dieses Knochens mit der unteren Muschel der Säuger, und seine dementsprechende Bezeichnung als Turbinale (P. und F. Sarasin) ist schon darum unmöglich, weil die untere Muschel ihrer Anlage nach zum primordialen Nasenskelett gehört. Dagegen hat die Homologisierung des Knochens mit dem Septomaxillare der Anuren, wie sie ebenfalls von P. und F. Sarasin vertreten wird, viel Wahrscheinlichkeit für sich und ich habe demgemäß den gleichen Namen gewählt. (Nach der Darstellung von P. und F. Sarasin scheint der Knochen auch im Gebiet der Fenestra narina zu liegen.) Ob aber damit auch eine Homologisierung des Apoden-Septomaxillare mit dem vorderen Praefrontale mancher Urodelen gerechtfertigt ist, wie Peter annimmt, läßt sich darum im Augenblick noch nicht sagen, weil über das Verhalten des Praefrontale anterius zu dem Septomaxillare der Urodelen noch nichts Sicheres feststeht. P. und F. Sarasin weisen eine Beziehung des Apoden-Septomaxillare zu dem einfachen oder doppelten Praefrontale der Urodelen zurück. Die Bezeichnung des Knochens durch Peter: „Turbinale oder Lacrimale“ kann, da diese beiden Namen ganz heterogene Dinge bezeichnen, auch nicht einmal als Notbehelf gelten gelassen werden.

Ueber das embryonale Verhalten der Mundhöhlenknochen, namentlich über die Beziehungen der Zähne zu den Ossifikationen mangeln Angaben. Vom Maxillare ist zu berichten, daß es beim erwachsenen Tier mit dem Palatinum zum Maxillopalatinum verschmilzt (Sarasin). Sehr beachtenswert ist die Lage des Vomer, Palatinum und Pterygoid (von denen die beiden ersten einreihig Zähne tragen) am Mundhöhlendach: die genannten 3 Knochen zeigen die bogenförmige Anordnung, die O. Hertwig als die für die Amphibien primäre hingestellt hat (Sarasin).

Knochen des Unterkiefers. Die Knochen des Unterkiefers von Ichthyophis entstehen am frühesten. Wie bei manchen Urodelen, so bildet sich auch bei Ichthyophis je eine perichondrale Ossifikation am proximalen und am distalen Ende des Meckel'schen Knorpels, und außerdem 3 Deckknochen. Die perichondrale Ossifikation am proximalen Ende (Articulare) ist ganz besonders ausgedehnt, doch fand Peter sie niemals ganz selbständig, sondern auch schon beim Embryo mit dem als Deckknochen entstehenden Angulare verschmolzen. Auch das distale Ende des Meckel'schen Knorpels umgiebt sich mit einer perichondralen Knochenlamelle (dem Mentomandibulare der Urodelen entsprechend), die später mit dem Dentale und dem Operculare (Deckknochen) verwächst.

Ein primitiver Charakter von Ichthyophis ist, daß außer der äußeren, dem Dentale zukommenden Zahnreihe noch eine zweite, innere, besteht; nach P. und F. Sarasin gehört sie dem Operculare an.

Im Gebiet des Hyobranchialskelettes treten keine Knochen auf.

Saurier.

Die Litteratur über die Entwickelung des Saurierschädels ist nicht groß. Die ersten bildlichen Darstellungen des Primordialcraniums von Anguis fragilis und Lacerta viridis gab Leydig (1872); Parker schilderte die gesamte Schädelentwickelung von Lacerta agilis und L. vivipara (1879), Sewertzoff (1900) die frühesten Stadien des Kopfskelettes von Ascalabotes fascicularis. Ich selbst habe über das Primordialcranium von Lacerta agilis mehrfach gehandelt (1891 u. 1891*, 1898 u. 1898*, 1900) und eine ausführliche Analyse desselben im Vergleich mit dem der Amphibien und Säuger gegeben. Von einigen Autoren wurde die Entwickelung bestimmter Schädelgebiete verfolgt: Born (1879) schilderte die Bildung des Nasenskelettes, C. K. Hoffmann (1889) und Versluys (1903) die der Columella auris. Angaben über die Entwickelung der Knochen fehlen.

Im Nachfolgenden halte ich mich vielfach an eigene Untersuchungen; von den im Text erwähnten Schädelmodellen stammt das eine von einem 31 mm, das andere von einem 47 mm langen Embryo von Lacerta agilis. Zum Vergleich wurde auch das Cranium eines Anguisembryo modelliert.

I. Primordialcranium.

A. Neuraler Teil des Primordialcraniums.

Die frühesten Anlagen eines Sauriercraniums sind von Sewertzoff (1900) für Ascalabotes fascicularis beschrieben worden. Auf einem Stadium, wo die Extremitätenanlagen in Gestalt abgerundeter Höcker noch ohne Skelettanlagen im Innern erscheinen, ist die Entwickelung des Gehirnes schon ziemlich weit vorgeschritten, das Mittelhirn groß, die Mittelhirnbeuge stark ausgesprochen, die halbzirkelförmigen Kanäle legen sich an, die Chorda reicht mit ihrem ventral umgebogenen Vorderende bis zur Hypophyseneinstülpung. Auf diesem Stadium sind die ersten Skelettanlagen durch sehr dichtes, zum Teil verknorpelndes Gewebe dargestellt, und zwar können jederseits erkannt werden: Parachordale, Trabecula, Sphenolateralplatte; von diesen Teilen gehören das Parachordale dem chordalen, die beiden anderen Teile dem prächordalen Abschnitt des Schädels an.

Im chordalen Schädelabschnitt sind die Parachordalia schon auf prochondralem Stadium deutlich von den Halswirbelanlagen abgegrenzt. Nur ihr hinterer, kaudal von den Ohrblasen gelegener Abschnitt (die Pars occipitalis) ist wohl entwickelt und verknorpelt vollständig; dagegen wird die Mesenchymschicht, die zwischen den Ohrblasen die Anlage der Parachordalia bildet, in ihren mittleren Partieen nicht in Knorpel umgewandelt. Diese Mesenchymschicht wird rostralwärts immer dünner und geht vorn in die Anlage eines vor der Chorda quer gelagerten Skelettbalkens (Crista sellaris, Dorsum sellae) über, der jederseits mit der Anlage der Sphenolateralplatte zusammenhängt.

Die Pars occipitalis des Parachordale ist neben der Chorda einheitlich; an sie schließen sich aber lateralwärts jederseits 4 aufsteigende Bogen an, zwischen denen die 3 ventralen Hypoglossuswurzeln hindurchtreten (Sewertzoff 1897). Der erste hinter dem Vagus folgende Bogen scheint nach Sewertzoff nur einem einzigen

Segmente zu entsprechen. Lateral von der Pars occipitalis des Parachordale liegen die Occipitalmyotome, deren Myocommata mit den geschilderten Bogenbildungen verbunden sind.

In diesem Verhalten prägt sich also eine Segmentierung des Occipitalteils des Schädels aus, und zwar würde es sich nach Sewertzoff um 4 Segmente handeln. Gegenüber den Amphibien, wo nur ein Segment deutlich nachweisbar ist, würden also 3 Segmente als neu hinzugekommen zu betrachten sein. Die 3 Hypoglossuswurzeln der Reptilien entsprechen den 3 ersten, freien Spinalnerven der Amphibien; im Sinne der Fürbringer'schen Nomenklatur sind sie als occipito-spinale Nerven (a, b, c) zu bezeichnen. Die Occipitalregion der Reptilien repräsentiert, der gleichen Nomenklatur zufolge, ein auximetameres Neocranium. Spino-occipitale Myotome finden sich bei Lacerta nach C. K. Hoffmann (1889) 5, nach Chiarugi und Van Bemmelen 4; nach Fürbringer wären sie als y, z, a, b, c zu deuten. Aus den zu a, b, c gehörigen ventralen Wurzeln geht der N. hypoglossus hervor; die zugehörigen dorsalen Wurzeln gehen embryonal zu Grunde. Transitorische ventrale Wurzeln y und z sind auch beschrieben worden (s. Schema p. 598).

Die weitere Ausbildung der Occipitalregion der Saurier ist mit zureichenden Methoden bisher nicht verfolgt worden. Bei dem 31 mm langen Embryo von Lacerta agilis hat sie bereits eine Form erreicht, die in der Hauptsache als für den Knorpelzustand definitive anzusehen ist. Der occipitale Teil der Basalplatte ist einheitlich; die beiderseitigen Hälften gehen unter der Chorda ineinander über (hypochordale Kommissur, wie bei Urodelen). Kaudal schließt die Basalplatte median mit einer leichten Einziehung ab, neben der zwei flache Höcker kaudalwärts prominieren. Die Seitenteile der Region steigen jederseits (als Occipitalpfeiler) hinter der Ohrkapsel auf, ihre oberen Enden gehen, medialwärts umbiegend, in das Tectum synoticum über. Zwischen der Ohrkapsel und dem Occipitalpfeiler besteht somit eine lange Spalte, Fissura metotica, durch die der Glossopharyngeus und, getrennt von diesem, der Accessorio-Vagus hindurchtreten. Als Grenze des basalen Teiles des Occipitalskelettes gegen den lateralen können jederseits die 3 Foramina Hypoglossi gelten, die zudem die 3 hinteren occipitalen Skelettelemente erkennbar machen. Im weiteren Verlauf der Entwickelung gleicht sich die erwähnte mediane Einziehung an Hinterrand der Basalplatte aus, so daß letztere in der Mitte mit einem einheitlichen Condylus occipitalis (Fig. 383) abschließt; es tritt ferner (durch die Verknöcherung) ein Verschluß der

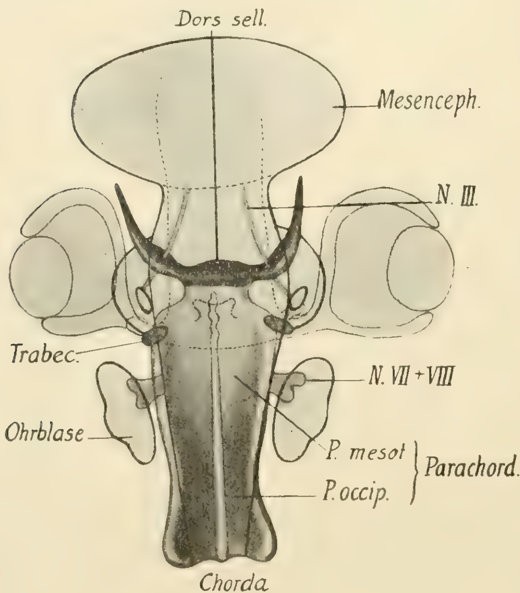


Fig. 380. Graphische Rekonstruktion des Kopfskelettes und Gehirns eines Embryo von Ascalabotes fascicularis (nach Frontalschnitten). Nach Sewertzoff.

Fissura metotica ein, von der nur eine hintere Oeffnung, Foramen Vagi, und eine vordere, Recessus scalae tympani, erhalten bleiben. Durch letztere tritt der N. glossopharyngeus aus, außerdem lagert sich in sie der Saccus perilymphaticus, der durch das For. perilymphaticum aus der Ohrkapsel heraustritt (s. Regio otica).

Der Umstand, daß die Basalplatte anfangs mit 2 flachen Condylen abschließt, ist von Interesse mit Rücksicht auf das Verhalten bei den Säugern. Der monocondyle Typus des Altlanto-occipitalgelenkes der Sauropsiden und der dicondyle der Säuger müssen sich von einer gleichen Ausgangsform aus entwickelt haben. Jedenfalls liegt die occipito-vertebrale Grenze bei den Reptilien an der gleichen Stelle wie bei den Säugern.

In der Regio otica kommt es bei Lacerta an der Basis zur Bildung einer knorpeligen Basalplatte, die aber in der Mitte von einer großen Fenestra basicranialis posterior durchbrochen ist (Fig. 382, 383). Kaudal wird diese durch die Pars occipitalis der Basalplatte, vorn durch eine schmale Leiste, Crista sellaris, begrenzt; die Seitenteile der Basalplatte sind auch in der Oticalregion gut ausgebildet. Vorn-lateral liegt jederseits in ihr das Foramen n. abducentis (in Fig. 382 jederseits sichtbar, aber nicht bezeichnet). Das Verschlußgewebe der Fenestra basicr. post. wird anfangs von der Chorda dorsalis durchsetzt.

Nach Sewertzoff kommt bei Ascalabotes fascicularis ein „mesotischer“ Abschnitt der Parachordalia überhaupt nicht zur Verknorpelung. Für Lacerta wäre eine solche Ausdrucksweise unzutreffend, denn die lateralen Partieen der Basalplatte in der Regio otica können doch wohl mit Recht darauf Anspruch machen, dem mesotischen Abschnitt der Parachordalia im Sinne Sewertzoff's (p. 582) zugezählt zu werden. Nur der in unmittelbarer Umgebung der Chorda gelegene Teil des „mesotischen Gewebes“ verknorpelt bei Lacerta nicht. Im übrigen sind die Partieen, die bei den Amphibien als mesotisches Gewebe und Balkenplatten unterschieden werden, bei den Reptilien nicht voneinander abgrenzbar. — Wie die Crista sellaris (Fig. 382) zu beurteilen ist, läßt sich mit Sicherheit noch nicht sagen. Sie entsteht ventral von dem Mittelhirnpolster, das wegen der starken Mittelhirnbeuge auch beträchtlich entwickelt ist, aber keine Skelettteile aus sich hervorgehen läßt. Da sich die Chorda in die Crista nicht hineinerstreckt, so wird die Zurückführung der letzteren auf den vordersten Teil der Basalplatte, der bei Selachiern die Sattellehne bildet, etwas zweifelhaft, da sich bis zu deren vorderem Rande die Chorda entwickelt. Andererseits ist doch zu berücksichtigen, daß auch die Crista sellaris sich dicht hinter der Hypophysis bildet, so daß die Frage berechtigt ist, ob nicht vielleicht die Lage der Crista vor der Chorda lediglich auf frühzeitigen Schwund des vordersten Chordaabschnittes zurückzuführen ist. Um das zu unterscheiden, müßte das Verhalten der Chorda von frühesten Stadien an bis zur Bildung der Crista sellaris verfolgt werden. Sewertzoff faßt das Dorsum sellae bei Ascalabotes fasc. (daß dies dieselbe Bildung ist, die ich Crista sellaris nenne, scheint mir aus den Abbildungen Sewertzoff's hervorzugehen) als eine besondere Bildung auf, er schildert einen „Alisphenoidabschnitt“ des Schädels als bestehend aus den 2 „Alisphenoidplatten“ und einem unpaaren transversalen, die beiden Platten verbindenden Balken. Daß aber aus dem frühzeitigen Zusammenhang dieses Balkens mit den Sphenolateralplatten noch nicht notwendig eine engere Zusammengehörigkeit der drei Gebilde folgt, ist wohl sicher.

Von der Chorda dorsalis giebt St.-Remy an, daß sie sich bei dem jungen, dem eben abgelegten Ei entnommenen Embryo von Lacerta viridis über den Scheitel ihrer Krümmung hinweg in Form einer Endknospe fortsetzt. Dieselbe geht bald wieder zu Grunde. Die ganze Schädelchorda unterliegt frühzeitig dem Schwunde; schon bei dem 47 mm langen Embryo von Lac. ag., dessen Schädel die Figg. 382 und 383 darstellen, war nur noch in der Occipitalregion ein Rest von ihr auf der Basalplatte vorhanden; im Gebiet der Labyrinthregion war sie ganz zu Grunde gegangen.

Die Anlagen der Ohrkapseln waren auf dem frühesten, von Sewertzoff untersuchten Stadium von Ascalabotes fascicularis (s. o.) noch nicht ausgebildet. In welcher Weise die Verdichtung und Verknorpelung des periotischen Gewebes erfolgt, ist überhaupt im speciellen noch nicht festgestellt worden; ganz allgemein kann ich

sagen, daß dieser Prozeß selbständig am lateral-ventralen Umfang der Ohrblase beginnt, und daß die dorsalen und dorsal-medialen Partieen zuletzt verknorpeln. Nach vollendeter Verknorpelung ist eine im ganzen ovale Kapsel gebildet, die an ihrem medial-ventralen Umfang kontinuierlich in die Basalplatte übergeht und vorn wie hinten kuppelartig abschließt. Die zwischen der Incisura prootica und der Fissura metotica gelegene Uebergangszone zwischen der Kapsel und der Basalplatte ist in longitudinaler Richtung nicht sehr ausgedehnt; in ihr liegt in kurzer Entfernung hinter der Incisura prootica das Foramen n. facialis (Fig. 383). Zwischen diesem Foramen und dem vorderen Ende der Fissura metotica verläuft die Grenzlinie zwischen der Kapsel und der Basalplatte nicht geradlinig, sondern macht einen medialwärts konvexen Bogen, d. h. die Kapsel weitet sich hier zu einer gegen die ventrale Mittellinie vorspringenden basalen Fortsetzung aus, der Pars cochlearis, die die Lagena beherbergt. Die bei der Verknorpelung ausgesparten Oeffnungen der Ohrkapsel sind: For. acusticum anterius, For. ac. posterius, For. endolymphaticum in der medialen Wand; Fenestra vestibuli in der lateralen, und Foramen perilymphaticum (Fen. cochleae) in der ventralen Wand der Pars cochlearis (Fig. 381). Eine Crista parotica entsteht außen am lateralen Bogengang (Fig. 384). Zwischen

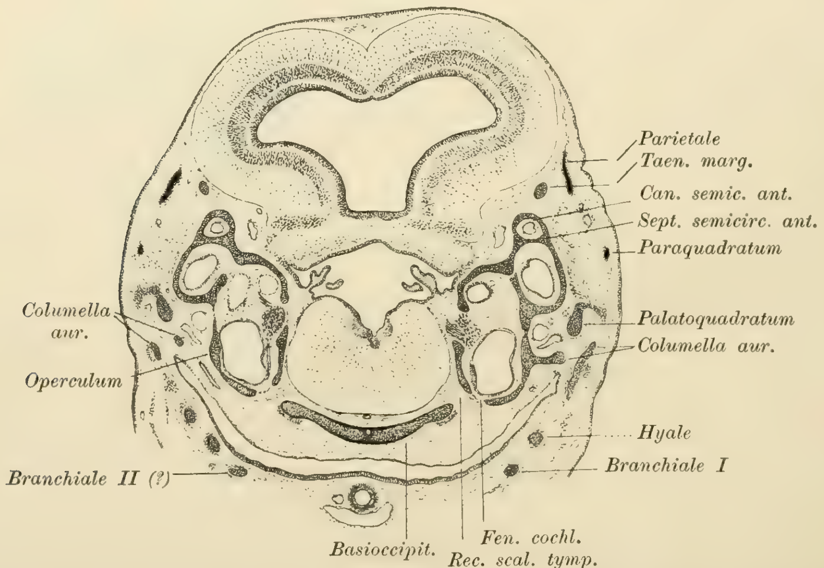


Fig. 381. Querschnitt durch die Labyrinthregion eines 35 mm langen Embryo von Lacerta agilis. Vergr. 32:1. Der mit Branchiale II (?) bezeichnete Querschnitt ist der des in seiner Natur noch nicht ganz klaren Knorpelstückes, das am Ventralumfang der Ohrkapsel im hinteren Abschnitt derselben angeheftet ist (s. Fig. 386). Der Schnitt geht beiderseits durch das Foramen acusticum posterius.

den hintersten Abschnitten beider Ohrkapseln bildet sich ein in sagittaler Richtung schmales Tectum synoticum, von dessen Vorderrand eine median gelagerte schmale Knorpelzunge, Proc. ascendens tecti synot. (der Taenia tecti medialis der Anuren entsprechend) sich nach vorn erstreckt (Fig. 382). Das Tectum synoticum entsteht durch Ver-

knorpelung des zwischen beiden Ohrkapseln an der Decke gelegenen Gewebes, in das auch die oberen Enden der Occipitalpfeiler übergehen. Nach der Verknorpelung bildet sich eine deutliche Grenze zwischen den oberen Enden der Occipitalpfeiler und dem Tectum aus.

Am beachtenswertesten ist die Pars cochlearis. Wie ich selbst (1900) näher ausgeführt und begründet habe, ist die Ausweitung derselben gegen die Mittellinie hin in dem Sinne zu erklären, daß ein Teil des Skelettmateriales, das bei den Amphibien die Basalplatte bildet, bei den Sauriern zur Umschließung der stärker entwickelten Cochlea (Lagena) verwendet wird. Die Ohrkapsel der Saurier hat somit gegenüber der der Amphibien einen Zuwachs erfahren. Auch abgesehen hiervon bietet die Ohrkapsel der Saurier gegenüber der der Amphibien Unterschiede, die aber in der Hauptsache hier übergangen werden können. Im Inneren werden durch 3 Septa semicircularia (*Sept. semic. ant.* Fig. 381) die 3 Cava semicircularia bis auf je 2 Kommunikationsöffnungen vom Hauptraum abgetrennt; das Sept. semic. posterius ist ausgedehnter als bei den Amphibien, doch liegen das hintere Ende des lateralen und das untere Ende des hinteren membranösen Bogenganges noch in einem gemeinsamen Raum, der jedoch durch eine Leiste von dem Hauptraum der Ohrkapsel abgetrennt ist. Dieser Hauptraum selbst wird durch ein Septum intervestibulare in zwei Teile, Cavum vestibulare anterius und Cav. vestib. posterius, geteilt; ein in dem Septum gelegenes Foramen intervestibulare vermittelt die Verbindung zwischen beiden. — Im Bereiche des For. perilymphaticum, sowie des Recessus scalae tympani liegt anfangs indifferentes Bindegewebe (Fig. 381), erst mit der Ausbildung des Cavum perilymphaticum kommt es auch zur Entstehung des Saccus perilymphaticus, der durch das For. perilymphaticum hindurch in das Gebiet des Recessus scalae tympani dringt. Hier legt sich ihm später die Paukenhöhlenschleimhaut an, und so kommt es zur Bildung einer Membrana tympani secundaria, die die Apertura lateralis recessus scalae tympani verschließt (also an anderer Stelle ausgespannt ist, als die gleichnamige Membran der Säuger). Das For. perilymphaticum entspricht in der Hauptsache der Fen. cochleae der Säuger; wahrscheinlich aber dieser plus dem Aquaeductus cochleae (Gaupp 1900; von Fischer 1903 bestätigt).

Im prächordalen Schädelabschnitt sind schon auf sehr jungen Stadien von Ascalabotes fascicularis (s. o.) die Trabeculae und die Sphenolateralknorpel angelegt. Die Trabeculae entstehen als selbständige Spangen, die mit ihren Hinterenden die Hypophysis umgreifen und wegen der starken Mittelhirnbeuge anfangs mit der Achse der Parachordalia, an deren Ventralfläche sie anstoßen, einen Winkel bilden. Auf späteren Stadien wachsen sie weiter rostralwärts, und ihre vorderen Enden vereinen sich zwischen den Nasengruben zu einer Internasalplatte. Ebenso erfolgt später die Verbindung ihrer kaudalen Enden mit den Parachordalia vorn neben der Fen. basicranialis posterior. — Die Sphenolateralknorpel (Alisphenoidplatten Sewertzoff's; s. oben die Bemerkung im Kapitel über die Selachier, p. 641) endlich legen sich nach Sewertzoff ebenfalls selbständig zwischen Gehirn und Augenblasen an; sie werden von den Nn. oculomotorii durchsetzt (Fig. 380). Schon frühzeitig hängen sie untereinander durch die vor der Chorda quer gelagerte Crista sellaris zusammen (s. o.).

Die weiteren Veränderungen sind im Zusammenhang und mit zureichenden Methoden noch nicht verfolgt worden. Stadien, auf denen die Verknorpelung in der Hauptsache vollendet ist, zeigen folgendes (Fig. 382—384).

Die Orbito-temporalregion besitzt bei Lacerta den tropibasischen Charakter sehr ausgesprochen. Man kann somit einen hinteren Teil unterscheiden, in dem die Schädelhöhle eine sehr beträchtliche Weite im Querdurchmesser besitzt, und einen vorderen Teil, in dem ein hohes Septum interorbitale zur Ausbildung kommt, das Cavum cerebrale cranii aber auf eine enge, supraseptal gelegene Pars olfactoria reduziert ist. An der Basis des hinteren Abschnittes

liegen die Trabeculae, die nach vorn sehr stark konvergieren und sich vor der Hypophyse zu einer Trabecula communis aneinanderlegen, um weiterhin in den unteren Rand des Septum interorbitale überzugehen. Mit der Crista sellaris zusammen begrenzen sie die Fenestra hypophyseos, durch deren hinteren lateralen Winkel

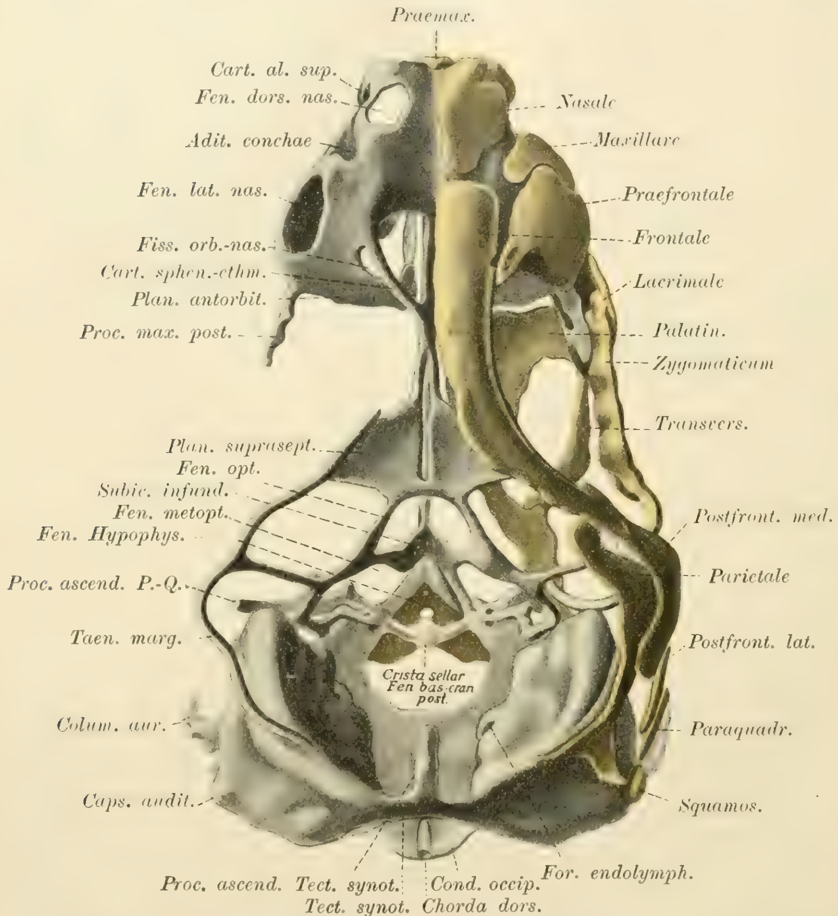


Fig. 382. Schädel eines 47 mm langen Embryo von Lacerta agilis. Auf der linken Seite sind die Deckknochen entfernt. Nach einem bei 50facher Vergr. hergestellten Plattenmodell (kopiert von Fr. Ziegler-Freiburg). Verhältnis der Abbildung zum Modell = 1:3. Ansicht des Modelles von der Dorsalseite; Quadratum linkerseits fortgelassen. (Rechterseits ist eine Supratrabecularspange vorhanden; linkerseits nicht.)

die A. carotis interna in das Cavum cranii eintritt. Gelegentlich kann hier ein geschlossenes For. caroticum vorhanden sein. An der Wurzel einer jeden Trabekel springt ein lateral gerichteter Proc. basipterygoideus vor (Fig. 383). An seiner Stelle liegt bei jüngeren Embryonen (vor der Verknorpelung) ein Haufen verdichteten Gewebes, der deutlicheren Zusammenhang mit der Anlage des Palatoquadratums (Fußpunkt des Proc. ascendens) als mit der Balkenwurzel

besitzt. Bei der Verknorpelung geht aus seiner medialen Hälfte der mit der Schädelbasis zusammenhängende Proc. basipterygoideus hervor, während sich in dem lateralen Teil der Meniscus pterygoideus (s. Palatoquadratum) bildet. Zwischen diesen beiden Teilen bildet sich eine Gelenkverbindung aus. — In dem embryonalen Bindegewebe, das



Fig. 383. Dasselbe Modell wie Fig. 382, von der Ventralseite. Quadratum linkerseits mit dargestellt.

lateral das Gehirn umhüllt, treten Verknorpelungen auf, die in ihrer Gesamtheit eine aus dünnen Spangen aufgebaute und von mehreren großen Oeffnungen durchsetzte Seitenwand des Cavum cranii bilden (Fig. 382—384). Eine dorsale Randspange (Taenia marginalis) zieht von der dorsalen Kante der Ohrkapsel zu dem später zu schildernden Planum supraseptale; in einiger Entfernung ventral davon läuft ebenfalls in longitudinaler Richtung eine zweite Spange, die vorn auch in das Planum supraseptale übergeht, hinten vor der Ohrkapsel durch einen vertikal aufsteigenden Pfeiler mit der vorderen lateralen Ecke der Basalplatte zusammenhängt. Beide Longitudinalspangen werden durch eine vertikale Spange untereinander verbunden. Es sitzt ferner, vor der Fenestra hypophyseos, der Trabecula communis

eine besondere kleine unpaare, aber aus zwei Hälften zusammengesetzte Knorpelplatte auf, die unter dem Lobus infundibularis einen Boden bildet (daher nannte ich sie Subiculum infundibuli), und diese Knorpelplatte wird wieder durch eine aufsteigende Knorpelspange (Taenia metoptica) mit der unteren der erwähnten Longitudinalspangen verbunden. So kommen in der Schädelseitenwand des hinteren Abschnittes der Orbito-temporalregion 4 große Fenster zu stande: ein vorderes unteres dient als Fenestra optica dem Opticus zum Durchtritt, es erhält seine vordere Begrenzung durch den frei anstehenden hinteren Rand des Septum interorbitale; die dahinter gelegene Fenestra metoptica wird vom Oculomotorius und Trochlearis benutzt; das vordere obere Fenster, Fen. epioptica, hat keine weitere Bedeutung; das hintere obere, das aber wegen des Verhaltens der unteren Longitudinalspange bis an die Basalplatte herabreicht, stellt eine große Fenestra prootica vor und dient in seinem ventralen Abschnitt dem gesamten Trigeminus zum Durchtritt.

Manchmal, doch nicht immer, verknorpelt auch noch eine kurze longitudinale Spange, die in kurzer Entfernung dorsal von der Trabekel verläuft, hinten mit der Basalplatte, vorn mit dem Subiculum infundibuli verbunden (Supratrabecularspange). Sie kann auch einseitig vorhanden sein (so in Fig. 382 auf der rechten Seite). Sewertzoff's Angaben über Ascalabotes fascicularis brechen leider zu früh ab, so daß nicht gesagt werden kann, wie sich bei der genannten Form die Sphenolateralplatte weiter entwickelt, ob hier etwa eine weniger lückenhafte Seitenwand entsteht, oder ob es auch hier zur Ausbildung größerer Fenster kommt, und auf welche Weise dies geschieht.

Im vorderen Teil der Orbito-temporalregion kommt es zwischen den Augen zur Ausbildung eines hohen Septum interorbitale, in dessen ventralen Rand die beiden Trabeculae übergehen. Es wird von einer Fenestra septi (Fig. 384) durchbrochen und setzt sich vorn in das Septum nasi fort. Ueber seinem oberen Rande verknorpelt jederseits die Seitenwand des Cavum cranii als Planum supraseptale; die beiderseitigen Plana supraseptalia sind schräg gestellt, so daß sie vom oberen Rande des Septums aus, an dem sie zusammenstoßen, nach oben-lateralwärts divergieren. Mit dem Hinterrand eines jeden Planums verbindet sich die Taenia marginalis, sowie die untere longitudinale Seitenwandspange des hinteren Abschnittes der Orbito-temporalregion. Der vordere Teil des Planum supraseptale bildet nur einen schmalen Streifen, der nach vorn bis an die Fenestra olfactoria reicht und den Lobus olfactorius trägt. Er geht dann in eine Knorpelspange (Cart. spheno-ethmoidalis) über, die unter dem Bulbus olfactorius lateralwärts über den N. ethmoidalis hinwegtritt und in das Dach der Nasenkapsel übergeht (Fig. 382).

Von der ersten Anlage der Ethmoidalregion giebt Sewertzoff nur an, daß bei Ascalabotes die rostralen Enden beider Trabeculae sich zwischen den Nasengruben zu einer Platte (Internasalplatte) vereinigen. Welchen Anteil dieselbe am Aufbau des Nasenskelettes nimmt, hat Sewertzoff nicht verfolgt; wahrscheinlich bildet sie den ventralen Teil des Septum nasi. Dies geht aus der Darstellung hervor, die Born von der Entstehung des knorpeligen Ethmoidalskelettes bei Lacerta agilis giebt. Hier bilden sich, Born's Schilderung zufolge, zuerst 2 Streifen verdichteten Gewebes, die nahe über dem Dach der Mundhöhle innen und unten von den Riechgruben konvergierend nach vorn ziehen (offenbar die Trabekel). Sie verschmelzen bald untereinander zu dem Nasenseptum, das in den vorderen Teil der Ethmoidal-

region von vornherein einheitlich hineinwächst. Die Entwickelung des Knorpels geht in der Richtung von hinten nach vorn vor sich, sowohl im Septum wie in den anderen Partieen des perirhinischen Gewebes. Im Anschluß an den oberen Rand des Septums erfolgt die Verdichtung des Gewebes an der Decke, an die sich die am lateralen Umfang anschließt. Hier setzt sie sich in den Muschelwulst hinein fort. Vorn kommt ein kuppelförmiger Abschluß der ganzen Kapsel zu stande. Am Boden kommt es nur in geringer Ausdehnung zur Knorpelbildung: vorn entsteht im Anschluß an den ventralen Rand des Septums ein Boden (Lamina transversalis anterior) unter dem Jacobson-schen Organ, der lateral mit der Seitenwand dieser Gegend in Zusammenhang tritt, so daß hier eine Strecke weit die Nasenhöhle ringförmig (oben, seitlich, unten, innen) von Knorpel umgeben wird. Vor und hinter dieser Zona anularis unterbleibt die Bildung eines ausgedehnten Bodens; nur dicht neben dem Septum entsteht ein schmaler Streifen, Cartilago paraseptalis (Fig. 383), der vorn in die Kapsel des Jacobson'schen Organes, hinten in das Planum antorbitale übergeht. Vor seiner Verknorpelung steht er mit der Anlage des Septums in Zusammenhang, nach der Verknorpelung ist er vom Septum durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Er richtet sich, wie ich finde, im Laufe der Entwickelung mehr auf, so daß er eine Fläche dorsal- und lateralwärts, die andere ventral- und medialwärts kehrt. Als kaudaler Abschluß der Nasenkapsel bildet sich ein hohes Planum antorbitale, das lateral in die Seitenwand, medial-ventral in die Cart. paraseptalis übergeht, vom Septum aber durch eine Spalte getrennt bleibt und auch ventral mit freiem Rande abschließt. Lateral läuft es in einen langen, nach hinten gerichteten Proc. maxillaris posterior aus, ein kürzerer Proc. max. anterior springt nach vorn hin vor (Fig. 384). Der dorsale Rand des Planum antorbitale biegt in seiner lateralen Partie in das Dach der Nasenkapsel um, in seiner medialen Partie bleibt er frei, über ihm bildet sich hier die schon erwähnte Cartilago spheno-ethmoidalis, die von dem Planum supraseptale in das Dach der Nasenkapsel übergeht. Zwischen ihr und dem oberen Rande des Planum antorbitale bleibt eine Spalte, Fissura orbito-nasalis, bestehen, durch die der N. ethmoidalis aus der Orbita in die Nasenhöhle tritt (Fig. 382, 384).

Die Nasenkapsel in ihrer Vollendung läßt einen hinteren weiteren und einen vorderen engeren Abschnitt unterscheiden (Fig. 382—384). Das Septum geht kontinuierlich durch beide Abschnitte hindurch, nur am Uebergang in das Septum interorbitale enthält es eine längliche Fenestra; eine Verdickung, Crista septi, dient dem medialen Rande des Os septomaxillare zur Auflagerung. An der Decke des hinteren Abschnittes liegt eine große Fenestra olfactoria, durch die die zahlreichen Aeste des N. olfactorius in die Nasenkapsel eintreten. Auch der N. ethmoidalis gelangt nach seinem Durchtritt durch die Fissura orbito-nasalis zuerst in das Gebiet der Fenestra olfactoria, kreuzt sich hier mit den Olfactoriusästen (über diesen liegend) und tritt dann durch die Fenestra in die Nasenkapsel ein.

Vor der Fenestra olfactoria erstreckt sich das Dach der Nasenkapsel rostralwärts über beide Abschnitte und geht vorn in den vorderen kuppelförmigen Abschluß der Kapsel über. Es wird im Gebiet der vorderen Kapselhälfte von einer Fenestra dorsalis nasi durchbrochen. Die Seitenwand der Kapsel ist am kompliziertesten gestaltet; nimmt man noch den vorderen und hinteren Kapselabschluß hinzu, so kann man wie bei den Amphibien drei Skelettzonen unterscheiden. Die hintere wird repräsentiert durch das Planum antorbitale und den hinteren Teil der Seitenwand, der von einer großen Oeffnung (Fenestra lateralis nasi; sie fehlt nach Born bei manchen Sauriern, z. B. Hemidactylus) durchbrochen ist und von seinem unter dieser Oeffnung gelegenen Abschnitt den langen Proc. maxillaris posterior

nach hinten entsendet. Letzterer liegt dem Maxillare auf. Zwischen ihm und dem hinteren Ende der Cart. paraseptalis bilden sich vorübergehend auf der Dorsalfläche des Palatinum kleine Knorpelinseln, die wahrscheinlich Andeutungen dafür sind, daß das Planum antorbitale mit seinem ventralen Rande früher dem Palatinum aufruhte (Fig. 384). An ihrer Stelle wurde auch einmal ein mit der Cart. paraseptalis zusammenhängender Knorpelfortsatz gefunden. In dem Septum interorbitale kann der Grund dafür gesehen werden, daß das Planum antorbitale sich von der Mundschleimhaut (dem Palatinum) entfernte. Der hintere Abschnitt der Seitenwand geht mit seiner dorsalen Partie in den mittleren Seitenwandabschnitt über, die ventralen Partieen beider Abschnitte bleiben durch eine Spalte getrennt. Die der mittleren Skelettzone (der Zona anularis) zuzuzählende Partie der Seitenwand gehört teils dem vorderen schmäleren, teils dem hinteren weiteren Abschnitt der Nasenkapsel an, liegt also auf der Grenze zwischen beiden. Sie ist vor allem ausgezeichnet durch die Muschel. Anfangs ist die Verdichtung des Gewebes in dem Muschelwulst mehr einheitlich, später differenzieren sich nur die peripheren, der Schleimhaut folgenden Partieen dieser Gewebsverdichtung weiter und verknorpeln, während die centralen Massen zurückbleiben. So entsteht eine der Schleimhaut folgende Einfaltung der Knorpelwand, in die sekundär die Glandula nasalis lateralis von vorn her hineinwächst. Die Einfaltung schließt sich später ventral und kaudal zu einer nur von vorn her zugänglichen, mit dünner Basalplatte an der Seitenwand ansitzenden Röhre, wie sie der erwachsenen Eidechse bekanntlich zukommt. Ueber dem Aditus conchae wird die Seitenwand von einem besonderen Foramen für den N. lateralis nasi durchbrochen (For. epiphaniale, s. p. 587). Born hat auf die Verschiedenheiten in der Form der Muschel bei verschiedenen Sauriern aufmerksam gemacht, aus denen hervorgeht, daß es auf die Gestalt des Muschelknorpels, ob Einbuchtung, ob Röhre, ob Platte, für die Beurteilung der Homologie nicht ankommt.

Ventral von der Stelle, wo die Muschel mit der Seitenwand der Nasenkapsel zusammenhängt, setzt sich die letztere noch weiter ventralwärts fort und geht in einen Bodenabschnitt über, der mit dem ventralen Septumrand zusammenhängt. Dieser Bodenabschnitt (die schon erwähnte Lamina transversalis anterior) bildet eine flache Knorpelschale für das Jacobson'sche Organ (mit einer besonderen Erhebung, der Concha des Jacobs. Org.) und setzt sich nach hinten in 2 Knorpelstreifen, die Cartilago paraseptalis und die Cart. ectochoanalis, fort. Von diesen zieht die schon erwähnte Cart. paraseptalis neben dem Septum nach hinten und verbindet sich mit dem Planum antorbitale; im Laufe der Entwickelung schiebt sie sich mehr am Septum in die Höhe, erreicht mit ihrem oberen Rande die Crista septi und kann sogar mit dieser verschmelzen. Die C. paraseptalis ist als Teil des Bodens der Nasenkapsel zu betrachten, der die Verbindung mit dem Septum aufgegeben hat. Diese Loslösung steht in Zusammenhang mit der des Planum antorbitale vom Septum. Es wird so die ganze hintere kuppelförmige Partie der Kapsel frei, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Amphibien (Fig. 383). Die Cart. ectochoanalis wächst längs des medialen Randes der Gaumenplatte des Maxillare nach hinten und liegt dabei lateral von dem Ausführungsgang des Jacobson'schen Organes und von der Schleimhautrinne, die von hier bis zur Choane hinzieht.

Vor der mittleren Skelettzone folgt eine über den Boden und die Seitenwand der Nasenkapsel ausgedehnte Fenestra narina, die vorn durch die vordere Skelettzone begrenzt wird. Diese umgiebt kuppelförmig (Cart. cupularis) den vorderen Abschluß der Vorhöhle und wird vorn durch ein For. apicale (für den N. medialis nasi) durchbrochen. Als obere und untere Begrenzung der eigentlichen Apertura nasalis externa entwickelt sich von dem Kuppelknorpel aus nach hinten ein Proc. alaris superior und ein Proc. alaris inferior.

B. Primordiales Visceralskelett.

Kieferbogen. Bei ca. 7 mm langen Embryonen von Lacerta agilis hängen die vorknorpeligen Anlagen des Palatoquadratums und des Meckel'schen Knorpels noch in der Gegend des späteren Gelenkes zusammen. Die wenig scharf begrenzte Anlage des Palatoquadratums zieht sich vorn in einen medial gerichteten kurzen Zipfel aus, der in 2 Fortsätze übergeht: den Proc. ascendens und den nach vorn ziehenden Proc. pterygoideus (Fig. 384). Außerdem schließt sich auf diesem Stadium an den Fußpunkt des Proc. ascendens eine Masse verdichteten Gewebes an, die medialwärts gegen die Wurzel der Balkenanlage gerichtet ist und mit dieser in Verbindung tritt. Die Ver-

knorpelung des Quadratumkörpers erfolgt selbständig, ebenso die des Proc. ascendens, der die sog. Columella bildet. Der Verbindungsstrang zwischen dem Körper des Quadratums und der Columella ver-

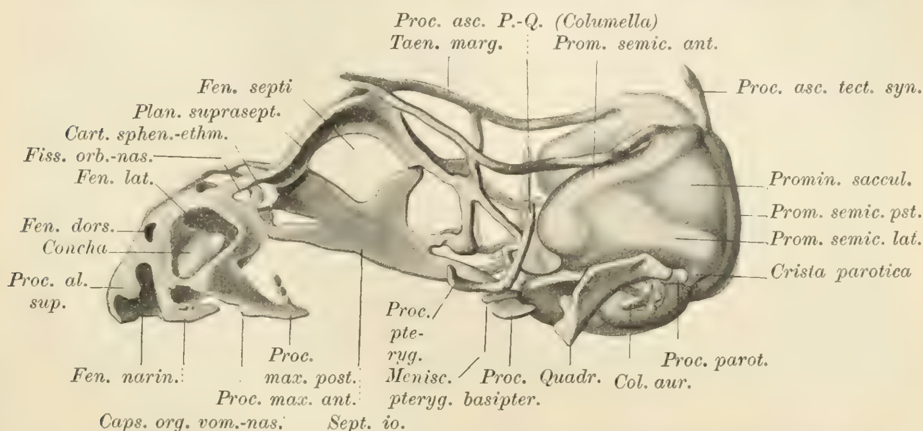


Fig. 384. Chondrocranium eines 31 mm langen Embryo von Lacerta agilis, von der linken Seite. Nach einem bei 60facher Vergr. hergestellten Plattenmodell. Verhältnis der Abbildung zum Original des Modelles = 1:3 (s. GAUPP 1900).

knorpelt nur in Ausnahmefällen. Der Proc. pterygoideus verknorpelt im Anschluß an den Fußpunkt der Columella, geht aber später wieder zu Grunde. In der erwähnten basalen Gewebsmasse bildet sich, wie schon erwähnt, der Proc. basipterygoideus der Schädelbasis, außerdem aber entsteht in ihm (und zwar in seinem lateralen Teil, der bei fortschreitender Verdichtung deutlicher mit dem Proc. ascendens des Palatoquadratums zusammenhängt) durch selbständige Verknorpelung ein anfangs mehr drehrunder, später sich abplattender Knorpel am medialen Umfang des Os pterygoideum, das sich von ventral her in die verdichtete Gewebspartie vorschiebt. Zwischen dem zuletzt erwähnten Knorpel (Meniscus pterygoideus, HOWES and SWINNERTON) und dem Proc. basipterygoideus bildet sich eine Gelenkverbindung aus (Fig. 384). — Die Anlagen beider MECKEL'schen Knorpel kommen anfangs mit ihren rostralen Enden noch nicht zur Vereinigung, später legen sie sich aneinander. Zwischen dem proximalen Ende eines jeden MECKEL'schen Knorpels und dem Palatoquadratum entsteht das Gelenk.

Daß die Columella der kionokranen Saurier genetisch dem Palatoquadratum angehört und dem Proc. ascendens des Palatoquadratums der Amphibien entspricht, habe ich selbst 1891 nachgewiesen. Mit dem Proc. ascendens des Amphibien-Palatoquadratums hat sie auch das Verhalten zu den Trigeminusästen gemein: der erste Ast läuft medial von ihr nach vorn, der zweite und dritte treten hinter ihr nach außen. An der angegebenen Stelle machte ich auch auf den Proc. pterygoideus der Saurier aufmerksam. Er wurde auch bei Anguis und Platydactylus gefunden, hier aber ohne kontinuierlichen Zusammenhang mit der Columella. Sein vorderes Ende biegt nach außen ab und liegt auf dem Os transversum. In dem Meniscus pterygoideus, d. h. dem Knorpel, der dem Os pterygoideum anliegt und mit dem Proc. basipterygoideus artikuliert, ist wohl auch eine zum Palatoquadratum gehörige Bildung, und in der Articulation eine Einrichtung zu sehen, die auf die Verbindung des Proc. basalis palatoquadrati mit der Schädelbasis bei niederen Vertebraten zurückzuführen ist. Auch bei manchen Fischen kommt eine Artikulation des Proc. basalis palatoquadrati mit einem besonderen Proc. basipterygoideus der Schädelbasis vor. — Dem Gesagten zufolge besitzt das Palatoquadratum der Saurier im Embryonalzustand noch große Aehnlichkeit mit dem der Amphibien.

Hyobranchialskelett. Bei Lacerta kommen zur Anlage: jederseits ein Zungenbeinbogen und zwei Branchialbogen, dazu eine unpaare mediane Copulamasse. Aus der Anlage des Zungenbeinbogens gehen das Cornu hyale (principale) des Zungenbeines, sowie die Columella auris hervor, welch letztere dadurch als Differenzierung des oberen Endes des Zungenbeinbogens erscheint. Ihre Entwickelung mag zuerst verfolgt werden (hauptsächlich im Anschluß an Versluys).

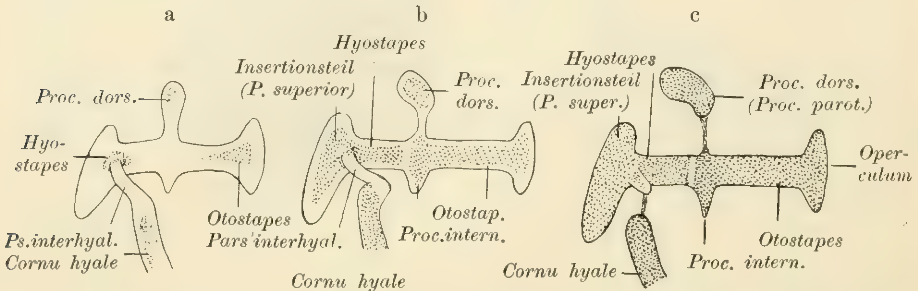


Fig. 385a—c. Knorpelcentra in der Columella auris eines Lacertiliers, schematisch. Nach Versluys. Knorpelcentra punktiert, Blastem weiß. a erstes Auftreten der Knorpelcentra. b weiter vorgeschrittenes Stadium. c Verknorpelung beinahe vollendet. Die Wurzel des Proc. dorsalis und die Pars interhyalis sind rückgebildet, dadurch ist der Proc. dorsalis als Proc. paroticus frei geworden und das Cornu hyale hat sich von der Columella abgegliedert. (Die spätere Grenze zwischen dem Stapes und der Extracolumella tritt innerhalb des Otostapes auf!)

Schon bei ihrem ersten Auftreten bilden nach Versluys (bei Lacerta, Gecko, Platydactylus) die Anlagen des Cornu hyale und der Columella einen zusammenhängenden Blastemstab, dessen dorsales, etwas medialwärts gekehrtes Ende in das Blastem der Ohrkapsel übergeht und bei Lacerta von demselben nicht zu trennen ist. Bei Geckoniden ist dagegen die Grenze beider Teile bestimmt erkennbar. Die Columella-Anlage selbst ist eine einheitliche, eine Grenze ist in ihr anfangs nicht vorhanden. Von der Stelle aus, wo sie in das Zungenbeinhorn umbiegt, entsteht als Auswuchs der Insertionsteil mit seiner Pars superior und P. inferior. Die Verknorpelung der Columella erfolgt ohne Zusammenhang mit der Knorpelbildung im Cornu hyale, und zwar von 3 Knorpelkernen aus (Fig. 385). Ein medialer Kern entsteht da, wo die Fußplatte und der Stiel der Columella zusammenstoßen, ein lateraler da, wo der Stiel und der später ins Trommelfell eingefügte Insertionsteil der Columella zusammentreffen, ein dritter endlich in dem sog. Proc. dorsalis, der schon im Blastemstadium von der Mitte der Columella dorsalwärts wächst. Die aus dem medialen und dem lateralen Kern hervorgehenden Knorpelstücke sind die von C. K. Hoffmann (1889) als Otostapes und Hyostapes bezeichneten Abschnitte, die beide kontinuierlich knorpelig miteinander verschmelzen. (Als Andeutung der ursprünglichen Grenze kann noch bei der erwachsenen Lacerta eine Diskontinuität im Knorpel bestehen bleiben.) Beide Abschnitte sind aber nicht identisch mit den als Stapes und Extracolumella bezeichneten Teilen der ausgebildeten Sauriercolumella. Die Stapes-Extracolumellagrenze entsteht vielmehr innerhalb des Otostapes, so daß also die Extracolumella (bei Lacerta) aus dem Hyostapes und einem distalen

Abschnitt des Otostapes entsteht. Das Stapes-Extracolumellargelenk entsteht sehr spät. Die Gelenkbildung kann unterbleiben, und dann läßt sich eine Grenze zwischen Stapes und Extracolumella nur durch die Ausdehnung des Verknöcherungsprozesses bestimmen: der Stapes verknöchert, die Extracolumella bleibt zeitlebens knorpelig. Aus dem im Proc. dorsalis auftretenden Knorpelkern geht ein Knorpelstück hervor, das mit der Columella entweder nur durch ein Band verbunden oder von derselben durch Reduktion der ursprünglichen Verbindungsmasse ganz getrennt wird. Es bildet als Proc. paroticus (Fig. 384) eine Zeitlang die alleinige Verbindung des Palatoquadratums mit der Crista parotica der Ohrkapsel, verschmilzt bei Lacerta mit letzterer, tritt aber nach VERSLUYS bei der Verknöcherung derselben wieder als selbständiges Knorpelstück hervor, das noch an der Befestigung des Quadratums am Schädel beteiligt ist. — Die Verbindung der Columella mit dem Cornu principale des Zungenbeines löst sich, indem das verbindende Blastem (Pars interhyalis, Fig. 385) zu Grunde geht. Ein Teil des letzteren kann vorher verknorpeln und so einen ventralwärts gerichteten Fortsatz der Extracolumella entstehen lassen: Proc. interhyalis (Proc. accessorius posterior).

Die erste ausführliche Darstellung von der Entwickelung der Ohrcolumella von Lacerta gab C. K. HOFFMANN (1889): sie kommt zu dem Schluß, daß die Gesamtcolumella aus 2 genetisch verschiedenen Teilen besteht, einem labyrinthären (Otostapes H.) und einem hyalen (Hyostapes H.). Beide Teile betrachtet H. als identisch mit dem späteren Stapes und der Extracolumella. An der Richtigkeit der doppelten Genese habe ich selbst, nachdem ich ihr früher zugestimmt, Zweifel geäußert (1899) und es für wahrscheinlicher erklärt, daß beide Stücke hyalen Ursprunges sind. Durch die Untersuchungen von VERSLUYS erfährt letztere Auffassung eine Stütze; auch VERSLUYS kommt zu dem Schluß, daß sowohl der Otostapes wie der Hyostapes hyaler Herkunft sind. Die beiden Bezeichnungen drücken somit nur topographische, aber nicht genetische Beziehungen aus. Neu und wichtig ist dabei der Nachweis von VERSLUYS, daß die beiden genannten Teile nicht den späteren Abschnitten (Stapes und Extracolumella) entsprechen. Prinzipiell gutzuheißen ist die Einführung neuer Bezeichnungen; die alten Namen Supra-, Infra-, Extrastapediale u. s. w. sind, abgesehen davon, daß sie Teilstücken den Charakter selbständiger Individualitäten aufprägen, auch durch die Skrupellosigkeit, mit der sie angewendet worden sind, allmählich recht wertlos geworden. — Die Pars interhyalis entspricht nach VERSLUYS dem ebenso benannten Abschnitt des Hyale bei den Säugern.

Der Proc. paroticus ist zuerst von mir (1900) gefunden und als in geweblichem Zusammenhange mit der Columella stehend nachgewiesen worden. Ich stellte ihn als ein Gebilde, das offenbar zur Columella auris, d. h. zum Zungenbeinbogen gehört, der zur Ohrkapsel gehörigen Crista parotica gegenüber, mit der er, wie ich fand, erst sekundär verschmilzt. Aus diesem Grunde, wie aus dem Verhalten der Chorda tympani erklärte ich die Vergleichbarkeit des Fortsatzes mit einem der Abschnitte des Proc. styloideus der Säuger für höchst wahrscheinlich, wenn nicht fast sicher. Die Richtigkeit dieser Thatsachen und Betrachtungen wird von VERSLUYS bestätigt und ist in dem von ihm gewählten Namen (Intercalare) zum Ausdruck gebracht. Die Darstellung, die VERSLUYS von meiner Schilderung giebt, ist allerdings in mehreren Punkten unzutreffend. Ueber die Beziehungen der Columella der Reptilien zu der der Amphibien s. p. 605 u. ff.

Die Einzelheiten in der Ausbildung und definitiven Gestaltung der Sauriercolumella sind von VERSLUYS (1898, 1903) sehr ausführlich dargestellt worden. Von den Besonderheiten des Stapes ist das Vorkommen einer durch ein Gefäß bewirkten Durchbohrung, wegen der dadurch bedingten Aehnlichkeit mit dem Stapes der Säuger, beachtenswert (z. B. bei Pachydactylus bibroni). An der Extracolumella (GADOW) sind mehrere Fortsatzbildungen zu verzeichnen. Der von dem Stiel abgehende, genetisch zum Otostapes gehörige Proc. internus (PARKER's Infrastapediale) ist gegen das Quadratum hin gerichtet, legt sich an dasselbe an und kann an ihm eine längere Strecke weit ventralwärts ziehen. Andererseits kann er auch fehlen (Geckoniden, Scinciden, Anguiden). Der in das Trommelfell eingelassene Insertionsteil der Extracolumella, der als Auswuchs des Stieles erscheint, läßt den oberen Ab-

schnitt als Pars superior, den unteren Abschnitt als P. inferior unterscheiden (Parker nennt die P. superior Suprastapediale, mit der gleichen Bezeichnung belegt er bei Krokodilen einen Abschnitt, der ein ganz anderes Verhalten darbietet). Von den accessorischen Fortsatzbildungen, die nicht konstant sind, ist die wichtigste der Proc. interhyalis, da er aus dem Blastem hervorgeht, das die Anlage der Columella mit der des Cornu hyale des Zungenbeins in Verbindung setzt. — Die Verbindung zwischen dem Stapes und der Extracolumella zeigt alle möglichen Ausbildungen, vom wahren Gelenk bis zur kontinuierlichen Vereinigung. Nach Versluys' Ansicht handelt es sich dabei um verschiedene Etappen eines Rückbildungsprozesses: er nimmt an, daß die Stammformen der Lacertilier zwischen dem Stapes und der Extracolumella ein funktionierendes Gelenk besaßen, daß dies aber im Laufe der Zeit seine Funktion verlor und zu einer kontinuierlichen Verbindung umgestaltet wurde. — Sehr aberrante hier nicht zu besprechende Verhältnisse bietet die Columella der Amphisbäniden.

Ueber die Entwickelung des übrigen Hyobranchialskelettes (Fig. 386) macht Kallius (1901) Angaben, die sich auf Lacerta muralis beziehen. Außer im 2. Visceralbogen treten auch im 3. und 4., ziemlich gleichzeitig, Chondroblastemstäbe auf, die mit ihren medial-ventralen Enden in eine breite mediane Blastemplatte übergehen. Von dieser Platte geht ein rostralwärts gerichteter langer Fortsatz aus, die Anlage des Proc. entoglossus (mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei den Schildkröten wohl besser als Proc. lingualis zu bezeichnen). Auch kaudalwärts geht ein medianer Gewebsstrang von der Platte aus zum Aditus laryngis. Die anfangs transversal gestellten Bogenanlagen gehen bald in eine schräge Stellung über. Bei der darauf folgenden Verknorpelung bleibt der Hyalbogen zunächst in kontinuierlich-knorpeligem Zusammenhange mit dem Zungenbeinkörper; die Gliederungen treten nach Kallius sekundär auf. Das Cornu hyale verliert seine Verbindung mit der Anlage der Columella, indem die Blastemmasse zwischen seinem dorsalen Ende und der Columella verschwindet. Bei Lacerta bleibt dieses dorsale Ende frei und verschiebt sich bald kaudalwärts; bei Geckoniden wächst es empor, bis es eine knorpelige Platte auf dem Proc. paroticus erreicht und sich daran anheftet, wobei eine mehr oder weniger vollständige Verschmelzung der Knorpel stattfindet (Versluys).

Die fragliche Knorpelplatte steht in Zusammenhang mit dem Proc. paroticus, bildet sich aber sicher zum größten Teil, vielleicht ganz, von der Crista parotica der Ohrkapsel aus. Bei Uromastix kommt eine ähnliche Knorpelplatte vor, die aber wahrscheinlich aus einem dorsalen Abschnitt des Cornu principale und vom Proc. paroticus gebildet wird, woran aber die Crista parotica nicht beteiligt ist (Versluys).

Die ersten Branchialbogen werden gleich bei der Verknorpelung durch eine bindegewebige Grenzschicht vom Zungenbeinkörper abgegliedert (Kallius).

Die zweiten Branchialbogen jeder Seite, die viel kürzer sind als die Hyal- und ersten Branchialbogen, bleiben auch im Knorpelzustand stets (zeitlebens) kontinuierlich mit dem Zungenbeinkörper (der Copula) verbunden, und ebenso geht letzterer kontinuierlich in den Proc. entoglossus über. Der Chondroblastemstrang, der anfangs eine Verbindung der Copulaanlage mit dem Larynxskelett herstellte, wird weiterhin bindegewebig und geht zu Grunde. — Bei Lacerta (und einigen anderen Sauriern) kommt zu diesen Teilen des Hyobranchialskelettes noch ein kurzes, gekrümmtes Knorpelstück, das mit seinem oberen Ende der Ventralfläche der Ohrkapsel anliegt und ventral frei endet (Fig. 386). Auch seine Blastemanlage finde ich ohne Kontinuität mit einem der ventralen Bogenstücke, selbständig. Für seine Zugehörigkeit zum 2. Branchialbogen (4. Visceralbogen) spricht der Um-

stand, daß es bei Lacerta vivipara (Embryonen von 37 mm) mit seinem ventralen Ende das obere Ende des genannten Bogenknorpels nahezu berührt, den letzteren also dorsalwärts fortsetzt.

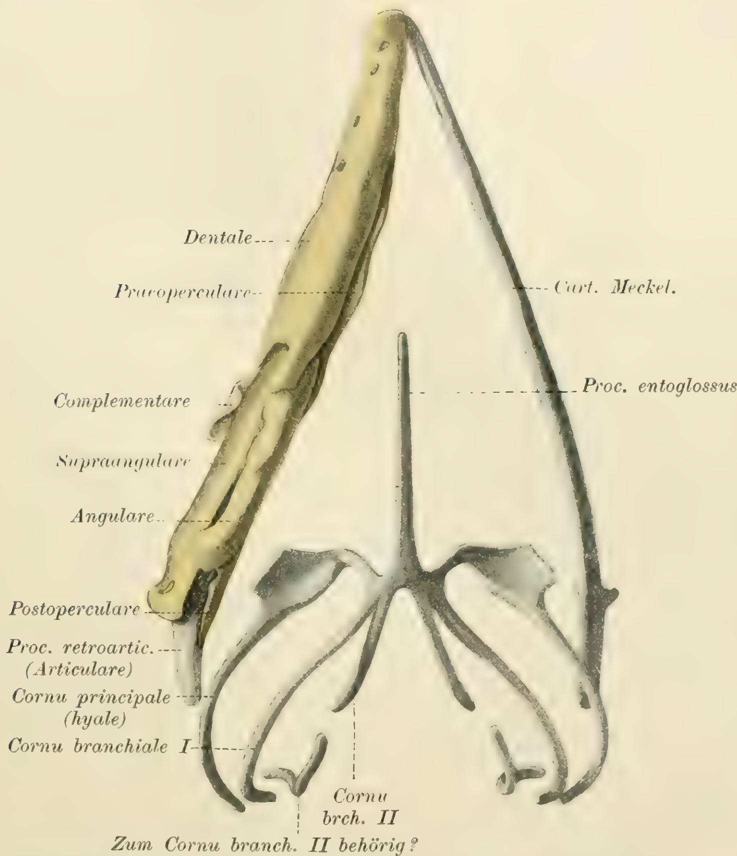


Fig. 386. Unterkiefer und Hyobranchialskelett des Modelles Fig. 382, von der Ventralseite. Ersatzknochen: grau.

Daß das 1. Horn des Zungenbeins der Saurier ein Cornu hyale, das 2. ein Cornu branchiale I ist, war bekannt und erfährt durch die Entwickelung eine Bestätigung. Durch diese wird aber auch zur Gewißheit, daß die beiden hinteren Fortsätze, die kontinuierlich mit dem Zungenbeinkörper zusammenhängen, den Charakter von Hörnern, d. h. von Branchialbogenrudimenten haben (p. 591). Ich kann die diesbezüglichen Angaben von Kallius auf Grund eigener Serien bestätigen. Es zeigt sich auch hier, daß Abgliederung oder Kontinuität nicht ausschlaggebende Momente für die Beurteilung sind. Wohl aber ist die Lage jenes Skelettstückes im 4. Visceralbogen von Bedeutung. Dem Körper des Hyoids schreibt Gegenbaur die Bedeutung mindestens zweier Copulae (Basihyale und eines Basibranchiale) zu; ob der Proc. entoglossus ein in Konkrescenz befindliches Glossohyale darstellt, läßt er unsicher. Ausgedehntere Vergleiche werden darüber aufklären müssen.

II. Knochen.

Knochen im Gebiet des Oberschädels.

Von dem neuralen Primordialcranium verknöchern die Occipitalregion, Labyrinthregion und beschränkte Bezirke der Orbito-

temporalregion; der größte Teil der Orbito-temporalregion sowie die ganze Ethmoidalregion bleiben knorpelig. Zwischen den einzelnen knöchernen Territorien sind Verwachsungen häufig, und ebensolche treten auch ein zwischen Ersatzknochen und Deckknochen, speciell dem Parasphenoid. Als Ossifikationen der Occipitalregion treten bei Lacerta ein Basioccipitale und 2 Pleuroccipitalia auf; das aus der Ossifikation des Tectum synoticum hervorgehende Supraoccipitale vervollständigt das „Occipitalsegment" des Osteocraniums. Von diesen Knochen verbindet sich das Pleuroccipitale jeder Seite frühzeitig (embryonal) mit dem Opisthoticum zu einem Otoccipitale; das Supraoccipitale dehnt sich beiderseits auf den dorsalen Umfang der Ohrkapsel aus. Als selbständige Verknöcherungen der Ohrkapsel treten ein Opisthoticum und ein Prooticum auf; das erstere giebt seine Selbständigkeit sehr bald auf und verschmilzt mit dem Pleuroccipitale. Die Crista sellaris und ihre Umgebung wird von einem unpaaren Basisphenoid okkupiert; die Taenia metoptica schließlich verknöchert als sog. Orbitosphenoid. Im Vergleich mit den Amphibien erscheinen die unpaaren Knochen, Basi- und Supraoccipitale, sowie Basisphenoid als neu hinzugekommen. Ihr Auftreten vermittelt den Anschluß der Amnioten an tiefer stehende Formen, als es die recenten Amphibien sind.

Die Knochen der Occipital- und Labyrinthgegend bewahren ihre Selbständigkeit nicht zeitlebens. Schon bei der Geburt ist, wie bemerkt, jederseits ein Otoccipitale vorhanden, und ebenso erfolgt embryonal schon die Vereinigung des Basisphenoids mit dem Parasphenoid zu einem einheitlichen Os sphenoidale. Basioccipitale, Otoccipitalia, Supraoccipitale, Prootica, Sphenoidale pflegen bei jungen Tieren von Lacerta agilis durch Synchondrosen getrennt zu sein. Diese verknöchern aber später, so daß ein einheitlicher Knochen (Os basilare commune) entsteht, der die Elemente der Occipital-, Otical-, Sphenoidalgruppe (mit Ausnahme des Orbitosphenoids) in sich vereinigt. Das Sphenoidale bewahrt am längsten seine Selbständigkeit.

Bezüglich der speciellen Entwickelung dieser Knochen giebt Parker's Schilderung keinen Aufschluß; ich selbst verfüge erst über wenige eigene Erfahrungen. Das Basioccipitale beginnt seine Bildung in der Umgebung der Chorda dorsalis, im hintersten Teil der basikranialen Fontanelle. Hier entsteht um die Chorda ein Knochenring, von dem aus die Verknöcherung weiter vorschreitet. Es bilden sich dabei 2 perichondrale Knochenlamellen, die der ventralen und der dorsalen Fläche der Basalplatte (hinter der Fontanelle und zu beiden Seiten derselben) aufliegen (Fig. 381). Von beiden aus erfolgt die Zerstörung des Knorpels und die Markraumbildung. Die Knochenbildung setzt sich aber auch nach vorn, in das Gebiet der Fontanelle, fort, doch kommt es hier nur zur Bildung einer, ventral von dem Verschlußgewebe der Fontanelle gelegenen Knochenlamelle, von der aus dann die Verknöcherung dieses Gewebes selbst erfolgt (Ersatzknochen ohne knorpelige Präformation!). Daher ist dieser Abschnitt des Basioccipitale auch beim erwachsenen Tiere durch seine Dünne ausgezeichnet. — Das Pleuroccipitale beginnt mit der Bildung zweier perichondraler Knochenlamellen, je einer auf der medialen und auf der lateralen Fläche des Occipitalpfeilers. Beide Lamellen bilden sich von hinten her und stehen frühzeitig an der Fissura metotica, am hinteren Rande des Occipitalpfeilers und an den Foramina Hypoglossi in Zusammenhang. Von ihnen aus erfolgt die Zerstörung des Knorpels. Erheblich später als die Lamelle des Pleuroccipitale erscheint selbständig eine Lamelle am lateral-ventralen Umfang der Ohrkapsel; eine innere Lamelle, auf der labyrinthären Fläche des hinteren Abschnittes der Ohrkapsel, gesellt sich dazu. Beide bilden die Anlagen des Opisthoticums und breiten sich an der Ohrkapsel weiter aus. Im Gebiet des von Bindegewebe verschlossenen Abschnittes der Fissura metotica erfolgt die Vereinigung des Opisthoticums mit dem Pleuroccipitale zu einem Otoccipitale. — Das Supraocci-

pitale entsteht von einer ventralen und einer dorsalen perichondralen Knochenlamelle am Tectum synoticum und dem oberen Umfange beider Ohrkapseln. Ihr erstes Auftreten habe ich bisher nicht beobachtet; auf späteren Stadien gehen die Seitenteile in der Entwickelung voran, so daß möglicherweise auch die erste Entstehung eine paarige ist. Eine innere Lamelle an der Innenfläche des hinteren Bogenganges erscheint selbständig. Der Proc. ascendens tecti synotici bleibt knorpelig. — Das Prooticum bedarf auch besonderer neuer Untersuchung. In der Hauptsache geht es aus der Ossifikation der vorderen Ohrkapselhälfte, sowie eines anschließenden Bezirkes der Basalplatte hervor, dazu kommt jedoch ein plattenförmig nach vorn in der Seitenbegrenzung des Cavum cranii vorspringender Fortsatz, der ohne knorpelige Präformation ossifiziert. Seine Genese ist noch zu verfolgen. Ebenso vermag ich über das erste Auftreten des Basisphenoids und seine Verbindung mit dem Parasphenoid noch nichts Bestimmtes zu sagen. Das sog. Orbitosphenoid geht, PARKER's Abbildungen zufolge, aus der Ossifikation der Taenia metoptica hervor. Endlich beschreibt PARKER noch eine im hinteren Teil des Septum interorbitale auftretende präsphenoidale Ossifikation.

Ersatzknochen, die an die Stelle von Teilen des Visceralskelettes treten, aber im Gebiete des Oberschädels liegen, sind: Quadratum und Antipterygoid (Columella), sowie der Stapes.

Sie verknöchern von perichondralen Knochenscheiden aus. Das Antipterygoid ist die Verknöcherung des Proc. ascendens palatoquadrati (s. p. 790).

Die Zahl der Deckknochen, die im Bereich des Oberschädels entstehen, ist sehr groß (Fig. 382, 383). Es gehören dazu: Parietale, Frontalia, Nasalia, Squamosa, Praefrontalia, Septomaxillaria, Postfrontalia, Postorbitalia, Zygomatica, Lacrimalia, Paraquadrata, Parasphenoid, Praemaxillare, Maxillaria, Vomeres, Palatina, Pterygoidea, Transversa. Von denen, die phylogenetisch als Deckknochen des Palatoquadratums entstanden, bewahren nur noch das Paraquadratum und Pterygoid diese ursprüngliche Beziehung.

Zu diesen Knochen, die als integrierende Bestandteile des Schädels sich untereinander verbinden und typische, fixierte Elemente des Kopfskelettes der Saurier darstellen, gesellt sich bei vielen Sauriern und so auch bei den Lacertiden noch eine Anzahl knöcherner Elemente, die mehr accessorischer Natur, bei den einzelnen Lacertiden größeren Schwankungen unterworfen und nach Art, Ort und Zeit ihrer Entstehung verschieden von den erstgenannten sind. Bei Lacerta agilis gehören hierher jederseits: Supraorbitale, Supraocularia, Superciliaria, Knochen des Schläfenpanzers. Sie entstehen später als die oben genannten Deckknochen und stellen Verknöcherungen des Coriums dar.

Parietale. Wird bei Lac. ag. paarig angelegt, jederseits über der Taenia tecti marginalis (Fig. 381, 382). Hinten sendet es einen Fortsatz zum oberen Rand der Ohrkapsel, einen zweiten ventralwärts zum Squamosum. Wie die Vereinigung der beiderseitigen Knochen zu dem unpaaren Parietale erfolgt, bleibt zu untersuchen. Gegen die Unterfläche desselben legt sich die Spitze des Proc. ascendens tecti synotici. Das For. parietale deutet auf die ursprüngliche Trennung beider Hälften.

Frontale. Entsteht ebenfalls lateral, über dem vorderen Teil der Taenia tecti marginalis und dem hinteren Abschnitt des Nasendaches.

Nasale. Entsteht auf dem dorsalen Umfang der Nasenkapsel und deckt die hier befindliche Fenestra dorsalis zu.

Squamosum. Legt sich am äußeren Umfang des lateralen Bogenganges der Ohrkapsel an.

Praefrontale. Entsteht als großer, breiter und platter Knochen am hinteren und seitlichen Umfang der Nasenkapsel.

Septomaxillare. Entsteht in der Nasenkapsel als Dach über dem JACOBSON'schen Organ, stützt sich mit seinem medialen Rande auf die Crista longitudinalis septi, mit seinem lateralen Rande auf eine Leiste am innern Umfang der lateralen Nasenwand, in seinem vordersten Abschnitt auch noch auf den Rand der Capsula

organi vomero-nasalis. Entspricht wohl dem gleichbenannten Knochen der Amphibien, hat sich diesem gegenüber aber tiefer ins Innere der Nasenkapsel hinein ausgedehnt.

Paraquadratum. Ist ein Deckknochen, der sich hinten auf das Quadratum stützt und vorn mit dem Postfrontale zur Bildung des (oberen) Jochbogens zusammenstößt. (Die Lacertilier sind monozygocrotaph, d. h. sie besitzen einen und zwar einen oberen Jochbogen.) Der Knochen hat viele Bezeichnungen erhalten und mancherlei verschiedene Deutungen erfahren. Ich meinerseits sehe in ihm das Homologon des großen Deckknochens, der bei Amphibien an der Außenfläche des Palatoquadratums liegt, und demnach auch des Quadratojugale, das bei Schildkröten sich vom Quadratum zum Zygomaticum (Jugale) erstreckt.

Postfrontale (P. mediale). Entsteht ohne direkte Beziehung zum Knorpelschädel, schiebt sich aber mit seinem medialen Rande so weit nach innen vor, daß es der Taenia marginalis nahe kommt, ohne dieselbe jedoch zu erreichen.

Postorbitale (Postfrontale laterale). Entsteht ohne Beziehung zum Knorpelschädel am hinteren Umfang der Orbita.

Zygomaticum. Ist ebenfalls ohne Beziehung zum Chondrocranium.

Lacrimale. Entsteht als selbständiger kleiner Knochen außen vom Ductus nasolacrimalis, hat aber mit dem Knorpelskelett nichts zu thun.

Parasphenoid (Parabasale). Entsteht bei Lac. ag. (nach eigenen Untersuchungen) paarig, jederseits ventral von der Basalplatte, lateral von der Fenestra basicranialis posterior, zugleich medial-ventral von der A. carotis interna und dem N. palatinus des Facialis. Der vordere Teil des Knochens (Rostrum), der die Fenestra hypophyseos ventral verschließt und sich am ventralen Rande des Septum interorbitale weit nach vorn erstreckt, entsteht später — ob ganz selbständig, vermochte ich noch nicht genau festzustellen. (Bei Scinken scheint, nach einer Angabe von Siebenrock zu schließen, dieser vordere Teil selbständig zu bleiben.) Die hinteren lateralen Teile des Parasphenoids verschmelzen mit dem Basisphenoid, dabei kommt jederseits die Bildung eines Canalis Vidianus zu stande.

Vomer. Entsteht in der Umgebung der Cart. paraseptalis, deckt mit seiner Pars ascendens die mediale Seite derselben und liegt mit seiner P. horizontalis unter der Mundschleimhaut. Bei manchen Sauriern verwachsen die beiderseitigen.

Praemaxillare. Entsteht paarig vor und unter der vordersten Kuppel der Nasenkapsel und wird bald einheitlich. Nur die beiden Proc. palatini bleiben (Lacerta) getrennt. Die frühe Entwickelung des Knochens erklärt sich aus der Bedeutung, die ihm als Träger des Eizahnes zukommt.

Maxillare. Legt sich der Seitenwand der Nasenkapsel in großer Ausdehnung an und erstreckt sich weit nach hinten unter dem Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel. Der horizontal nach innen vorspringende Proc. palatinus schiebt sich vorn mit seinem medialen Rande unter die Cartilago ectochoanalis. Ein Proc. dentalis entwickelt sich als nach unten vorspringende Leiste. Die Zähne verbinden sich mit ihm erst sekundär.

Das Pterygoid läßt die Beziehung als Deckknochen des Palatoquadratums noch darin erkennen, daß es sich dem Proc. pterygoideus Palatoquadrati, vom Fußpunkt der Columella aus bis zum Vorderende, anlegt. Mit seinem medialen Umfang berührt es den Meniscus pterygoideus, durch den es mit dem Proc. basipterygoideus gelenkig verbunden wird. Auf jungen Stadien liegt das hintere Stück des Pterygoids, vom Fußpunkt der Columella bis zum Quadratumkörper, dem medialen Umfang des mehr oder minder vollständig verknorpelnden Zellstreifens an, der die beiden genannten Teile verbindet und ihre genetische Zusammengehörigkeit dokumentiert. — Das Palatinum der Saurier läßt bei seiner Anlage keine Beziehungen zu knorpeligen Teilen erkennen; es entsteht in dem embryonalen Bindegewebe dorsal von dem Mundhöhlenepithel unter dem vordersten Teil des Auges. Erst nachdem der Knochen schon gebildet ist, treten manchmal einige kleine Knorpelinseln auf seiner Dorsalfläche auf, die, wie schon erwähnt wurde, vielleicht eine Andeutung dafür bilden, daß das Planum antorbitale der Nasenkapsel früher bis zum Palatinum herabreichte. Der vorderste Teil des Palatinums schiebt sich unter das hintere Ende der Cart. paraseptalis vor, in der Hauptsache aber hat das Palatinum weder zum Palatoquadratum, noch zum Ethmoidalskelett Beziehungen bewahrt. Ganz ohne Beziehungen zum Knorpelskelett ist endlich das Transversum, das ebenfalls eine Ossifikation im Bindegewebe des Mundhöhlendaches darstellt. Beachtenswert ist aber, daß, wie oben mitgeteilt, der Proc. pterygoideus des Palatoquadratums auf dem Os pterygoideum die Richtung nach außen, gegen das Transversum hin, einschlägt. Danach liegt die Vermutung nahe, daß das Transversum einmal als Deckknochen des Proc. pterygoideus Palatoquadrati entstand. Das Verhalten bei Sphenodon bestätigt diese Vermutung. Ob der Knochen, wie vermutet wurde, dem Ectopterygoid der Teleostier entspricht, läßt sich zur Zeit noch nicht mit Sicherheit beantworten.

Von den accessorischen Integumentalossifikationen, die später als die bereits geschilderten Deckknochen bei Lacerta agilis noch hinzukommen, ist zunächst das Supraorbitale zu nennen. Es entsteht (GAUPP 1898) durch Ossifikation eines Fasergewebes mit sehr zahlreichen dichtgedrängten Zellen, das den Eindruck eines knorpelartigen Gewebes hervorrufen kann. SIEBENROCK bezeichnet den Knochen daher als knorpelig vorgebildet; doch ist dagegen zu bemerken, daß jenes Gewebe nicht Hyalinknorpel ist und auch mit dem Primordialcranium nichts zu thun hat. Es liegt außen vom Praefrontale und geht lateralwärts in das Corium über. Das Supraorbitale muß somit den Elementen der Lamina supraocularis, Lamina superciliaris und des Schläfenpanzers zugerechnet werden, von denen schon LEYDIG wußte, daß sie Verknöcherungen des Coriums darstellen. Ueber ihr Vorkommen und ihre Anordnung bei den verschiedenen Sauriern verdanken wir SIEBENROCK sehr ausgedehnte genaue Angaben (SIEBENROCK 1892, 1894).

Knochen im Gebiete des Unterkiefers und des Hyobranchialskelettes (Fig. 386).

Im Gebiet des Unterkiefers entstehen: das Articulare als Ersatzknochen, das Dentale, Angulare, Supraangulare, Praeoperculare, Postoperculare, Complementare als Deckknochen. Im Gebiete des Hyobranchialskelettes entsteht außer dem Stapes als Ersatzknochen noch die Ossifikation des Cornu branchiale primum des Zungenbeins. Deckknochen fehlen.

Das eigentliche Articulare geht aus der Ossifikation des Gelenkendes des MECKEL'schen Knorpels hervor. Schon während sich der Knochen noch auf dem Stadium einer dünnen perichondralen Knochenlamelle am ventralen Umfang des Gelenkteiles und des Proc. retroarticularis des MECKEL'schen Knorpels befindet, verschmilzt er mit dem großen Deckknochen, der am medialen Umfang des hinteren Teiles des MECKEL'schen Knorpels schon vorher entsteht. Dieser Deckknochen (Postoperculare) ist ausgezeichnet dadurch, daß er die Chorda tympani umschließt. Aus der Verwachsung beider Stücke geht der Knochen hervor, der seit CUVIER als Articulare bezeichnet wird, der also, dem Gesagten zufolge, keine einheitliche Größe, sondern ein Verschmelzungsprodukt darstellt. Ueber die übrigen Deckknochen (Angulare, Supraangulare, Praeoperculare, Complementare, Dentale — im Sinne der alten CUVIER'schen, von GEGENBAUR und den meisten anderen Autoren beibehaltenen Nomenklatur) ist nichts Besonderes zu bemerken. Bei einer erwachsenen Lacerta vivipara finde ich das vorderste Ende des MECKEL'schen Knorpels verkalkt und das Dentale ihm unmittelbar anliegen. So scheint es nicht ausgeschlossen, daß auch bei Sauriern das vorderste Ende des M. Knorpels verknöchern kann (Mentomandibulare). Die Verwachsung der Zähne mit dem Dentale erfolgt sekundär. Ueber Verwachsungen der einzelnen Unterkieferstücke untereinander siehe die verschiedenen Arbeiten von SIEBENROCK.

In der Benennung des Angulare, Supraangulare, Complementare folge ich der alten CUVIER'schen, auch von GEGENBAUR und vielen anderen Autoren beibehaltenen Nomenklatur. Am inneren Umfang des Unterkiefers kennt CUVIER nur einen Deckknochen, das Operculare (Spleniale, OWEN); nachdem sich herausgestellt hat, daß außer diesem noch ein zweiter hinterer vorhanden ist, der mit dem Articulare verschmilzt (was BAUR zuerst aussprach und ich bestätigen kann) sind neue Namen nötig. Ich schlage dafür Praeoperculare (das alte Operculare) und Postoperculare vor. BAUR nennt das Praeoperculare: Praespleniale, das Postoperculare: Angulare und das CUVIER'sche Angulare: Spleniale. Einen Grund für die Vertauschung der Bezeichnungen Spleniale und Angulare, wie BAUR sie vorschlägt, vermag ich ebensowenig wie SIEBENROCK (1897) einzusehen.

Rhynchocephalia.

Die Schädelentwickelung von Sphenodon hat durch SCHAUINSLAND (1900), sowie durch HOWES and SWINNERTON (1901) Bearbeitung gefunden; zur vollständigen Kenntnis derselben fehlt allerdings noch manches. Ueberall zeigen sich weitgehende Uebereinstimmungen mit dem Verhalten bei den kionokranen Sauriern.

I. Primordialcranium.

Das neurale Primordialcranium von Sphenodon bietet große Aehnlichkeit mit dem von Lacerta, weist aber im allgemeinen noch ausgedehntere Knorpelpartieen auf als dieses. Chordaler und prächordaler Abschnitt legen sich gesondert an und bilden anfangs einen rechten Winkel miteinander. Mit dem otischen Abschnitt der Basalplatte hängt die Anlage der Ohrkapsel, sowie auch die des Sphenolateralknorpels zusammen. In der Pars occipitalis finden die englischen Autoren 4 Foramina jederseits, durch welche 5 Hypoglossuswurzeln austreten. Zwei von diesen letzteren schwinden während der Ontogenese, so daß wie bei Lacerta 3 Foramina Hypoglossi bestehen bleiben. Der später als die Basalplatte erscheinende aufsteigende Teil

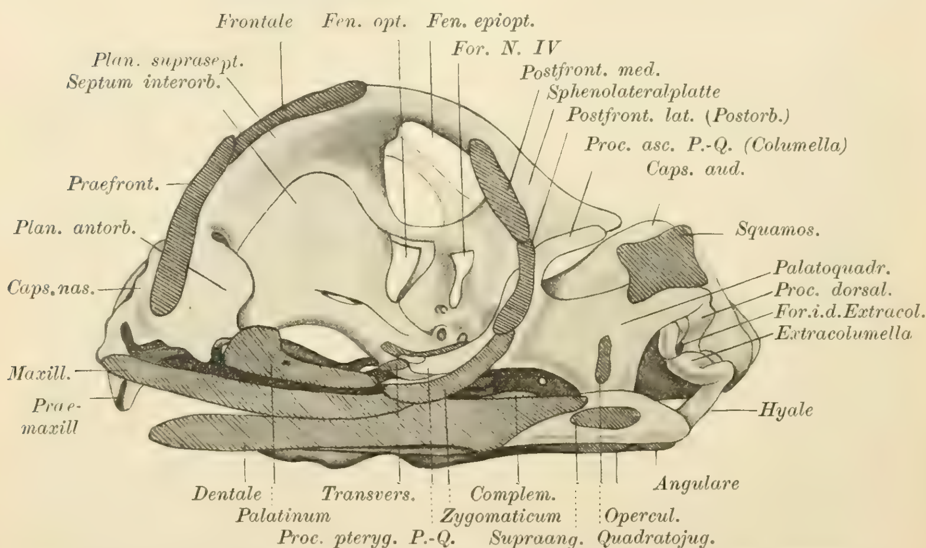


Fig. 387. Primordialcranium mit Deckknochen von einem jungen Sphenodonembryo (4,5 mm Kopflänge). Nach Plattenmodell von H. Schauinsland (kopiert von P. Osterloh-Gautzsch b. Leipzig). Zu beachten ist noch: die kleine Oeffnung unter dem For. N. IV dient dem N. oculomotorius zum Durchtritt; die Sphenolateralplatte ist noch nicht mit der Ohrkapsel verbunden, daher besitzt die Fen. prootica noch keinen dorsalen Abschluß.

des Occipitalskelettes verbindet sich mit der Ohrkapsel; eine ausgedehnte Fissura metotica leitet wie bei Lacerta den Accessoriovagus, Glossopharyngeus und eine Vene aus dem Schädelraum heraus; im vorderen Gebiet der Spalte öffnet sich das Foramen der Ohrkapsel, das den Ductus perilymphaticus herausführt (Schauinsland). Der kaudale Abschluß des Chondrocraniums auf weiter vorgeschrittenen Stadien erfolgt mit zwei zur Seite der Mittellinie gelegenen flachen, nach hinten vorspringenden Höckern, wie bei Lacerta (H. a. Sw.). Die anfangs durch die Chorda dorsalis in zwei Hälften geteilte Basalplatte ist vollständiger als die von Lacerta, nur bei Embryonen von 4—5 mm Schädellänge findet Schauinsland eine sehr kleine Fontanelle nahe ihrem vorderen Rande; später scheint auch diese geschlossen zu werden. An der Ohrkapsel, deren Anlage mit der der Basalplatte zusammenhängt, wird die mediale Wand zuletzt knorpelig; eine in dieser ge-

legene Spalte wird später in 2 Foramina acustica und ein For. endolymphaticum zerlegt. In der äußeren Wand bleibt die Fenestra vestibuli, am Boden das For. perilymphaticum bestehen. Vor der Ohrkapsel tritt der N. facialis durch die Basalplatte hindurch; in beträchtlicher Entfernung davor der N. abducens. Verhältnismäßig spät erfolgt der dorsale Abschluß des For. occipitale magnum durch das Tectum synoticum, das, wie SCHAUINSLAND besonders betont, auch hier der Labyrinthregion, aber nicht der Occipitalregion angehört. Von seinem Vorderrande aus erstreckt sich in der Medianebene eine schmale Knorpelzunge weit nach vorn bis zum Parietalauge und umwächst dieses (SCHAUINSLAND).

An der Basis des prächordalen Schädelabschnittes legen sich die Trabekel selbständig an. Sie begrenzen die Fenestra hypophyseos von der Seite und gehen im Prochondralstadium (Stad. P von H. a. S.) im vorderen Teil der Orbito-temporalregion in eine Vorknorpelplatte (basal ethmoidal plate H. a. S., meiner Trabecula communis und Internasalplatte entsprechend) über. Von der Basalplatte sind sie anfangs getrennt, sie stoßen an die Ventralfläche derselben unter rechtem Winkel an. Später gleicht sich der Winkel aus, und die Trabekel verschmelzen mit der Basalplatte. Von dem hinteren Ende einer jeden Trabekel aus entsteht ein Proc. basipterygoideus. Die Anlage der Seitenwand in der hinteren Hälfte der Orbito-temporalregion (der Sphenolateralplatte) hängt, wie bereits erwähnt, anfangs nur mit der Basalplatte zusammen und verknorpelt auch von dieser aus; erst wenn die Kopfbeuge und in Zusammenhang damit die Abknickung des vorderen Schädelabschnittes gegen den hinteren sich ausgleichen, bekommen die verschiedenen Fortsätze, die von der Sphenolateralplatte ausgehen, eine andere Richtung und verbinden sich mit benachbarten Teilen: mit der Trabekel, der Supraseptalplatte und der Ohrkapsel. Die Sphenolateralplatte wird anfangs von getrennten Oeffnungen für den Oculomotorius und den Trochlearis durchbrochen, durch Verbindung mit der Trabekel entstehen dazu noch 2 weitere Foramina (für die A. ophthalmica und eine Vene, die H. a. S. als V. jugularis bezeichnen); später fließen diese 4 Foramina zu einem großen Fenster (Fen. metoptica) zusammen.

Die Sphenolateralplatte (Alisphenoid, SCH., Otosphenoidalplatte, H. a. S.) ist also ursprünglich vollständiger und zeigt noch in der Ontogenese Reduktionserscheinungen. Nach ihrer Verbindung mit den Nachbarteilen und nach ihrer Fenestrierung bietet das Knorpelgerüst in der hinteren Hälfte der Orbito-temporalregion weitestgehende Aehnlichkeit mit dem von Lacerta. Vor der Ohrkapsel findet sich die große Fenestra prootica für den Trigeminusaustritt, die erst verhältnismäßig spät durch Verbindung der Sphenolateralplatte mit der Ohrkapsel ihren dorsalen Abschluß erhält; davor findet sich dorsal eine Fen. epioptica (ohne Beziehung zu Nerven, häutig geschlossen), unter dieser die Fen. optica (N. opticus), hinter dieser die Fen. metoptica. Die Anordnung der Knorpelspangen ist somit auch ganz ähnlich; auch ein Subiculum infundibuli besteht und wird durch eine Supratrabecularspange mit dem Vorderrand der Basalplatte verbunden. Das Planum supraseptale schließt die Fen. epioptica, der hintere Rand des Septum interorbitale schließt die beiden Fenestrae opticae vorn ab (Fig. 387).

Im vorderen Teil der Orbito-temporalregion bildet sich ein Septum interorbitale aus. Nach H. u. Sw. entsteht es durch Auswachsen der interorbitalen Vorknorpelplatte, in die anfangs die Vorderenden der Trabekel übergehen. SCH. findet nach der Verknorpelung, daß die beiden Trabekel sich vor der Spitze der Fenestra hypophyseos zwar dicht aneinander legen, aber noch eine große Strecke

weit als besondere Elemente nach vorn ziehen und erst in der Nasenregion wirklich zu einem Knorpelstab werden. Das Septum interorbitale ist um diese Zeit noch nicht mit ihnen verschmolzen, sondern von ihnen teils durch eine wirkliche Spalte, teils doch so getrennt, daß man es gut von ihnen unterscheiden kann. Erst dort, wo das Septum interorbitale in das Septum nasi übergeht, verschmilzt der Trabekelstab mit dem Septum interorbitale und von hier aus schreitet die Vereinigung (d. h. die Bildung einer Trabecula communis) in älteren Stadien auch weiter kaudalwärts vor. Im Zusamenhange mit der oben erwähnten interorbitalen Prochondralmasse stehen frühzeitig die Anlagen der Supraseptalplatten (ethmoidal plates H. u. Sw.), die, wie aus Schauinsland's Schilderung hervorgeht, selbständig verknorpeln und dann erst knorpelig mit dem Septum verschmelzen. Mit dem hinteren Rand einer jeden setzen sich 2 Fortsätze der Sphenolateralplatte in Verbindung; vorn verlängert sich eine jede in einen Knorpel, der lateral von der Fen. olfactoria in das Dach der Nasenkapsel übergeht. Im Septum interorbitale tritt durch Knorpelreduktion eine Fenestra septi auf (Schauinsland, Howes u. Swinnerton).

Als erste Grundlage des Skelettes der Ethmoidalregion erscheint nach H. u. Sw. im Vorknorpelstadium der vordere Teil der „basalen Ethmoidalplatte“ (die Internasalplatte), mit deren vorderem Ende jederseits die Anlage einer den vorderen Teil der Nasenhöhle umschließenden Schale zusammenhängt. Aus der Internasalplatte geht das Septum nasi hervor; die Anlage der Nasenkapsel vervollständigt sich nach H. u. Sw. durch Auswachsen mehrerer Fortsätze, sowie durch selbständig auftretende Knorpelpartieen. Der Schilderung von Schauinsland und den Figuren von Howes und Swinnerton zufolge bietet die Konfiguration des Ethmoidalskelettes nach der Verknorpelung fast gar keinen Unterschied von dem der Saurier.

Die Schilderung der englischen Autoren ist ganz aphoristisch und mit Benutzung einer nur dem vorliegenden Objekt angepaßten und darum nicht allgemeiner verwendbaren Terminologie abgefaßt. Schauinsland's Darstellung paßt sich mehr den früheren Betrachtungen des Nasenskelettes der Reptilien an. Hervorhebenswert ist, daß das Planum antorbitale nicht quer, sondern schräg steht, so daß es ohne Grenze in die Seitenwand übergeht. Diese findet Sch. bei Embryonen von 4—5 mm Kopflänge noch undurchbrochen, Abbildungen späterer Stadien von Howes und Swinnerton zeigen eine Fenestra lateralis. Eine Fen. dorsalis, ein For. epiphaniale, For. apicale, eine Fen. narina, Caps. organi vomero-nasalis, Cart. paraseptalis, ein Proc. maxillaris post. sind vorhanden. Die Muschelbildung ist auf dem oben erwähnten Stadium Schauinsland's erst als Leiste an der Innenseite der Seitenwand angedeutet; später wird dieselbe höher und biegt sich dabei ventral- und kaudalwärts ein.

Das viscerale Primordialcranium wird repräsentiert durch den Kieferbogen, den Zungenbeinbogen und zwei Branchialbogen.

Die Anlage des Kieferbogens läßt im Vorknorpelstadium, nach Howes and Swinnerton, einen Körperabschnitt und 3 Fortsätze unterscheiden. Letztere sind der Proc. ascendens, Proc. pterygoideus und die nach vorn gerichtete Anlage des Meckelschen Knorpels. Die Verknorpelung beginnt selbständig im dorsalen Teil (Palatoquadratum) und im Meckel'schen Knorpel. Am Palatoquadratum entsteht nachträglich noch der nach hinten gerichtete Proc. oticus und der nach abwärts gerichtete Proc. articularis. Die Verknorpelung dehnt sich vom Körper des Palatoquadratums in

die Fortsätze aus, so daß also nach der Verknorpelung auch der Proc. ascendens und der Proc. pterygoideus in kontinuierlichem Zusammenhange mit dem Quadratumkörper stehen (Fig. 387). Der Proc. pterygoideus verlängert sich bis auf das Transversum herauf und kommt dem Ende des langen Proc. maxillaris posterior nahe. (In der zweiten Publikation [1903] zeichnet SCHAUINSLAND das vorderste Stück des Proc. pterygoideus auf späteren Stadien von dem Hauptteil abgelöst.) Die MECKEL'schen Knorpel werden frühzeitig durch eine vorknorpelige Symphyse untereinander verbunden. Diese verknorpelt vorübergehend, und nachträglich tritt wieder eine bindegewebige Symphyse auf.

Dem Geschilderten zufolge verhält sich Sphenodon bezüglich des Palatoquadratums primitiver als Lacerta, insofern als sich die Verknorpelung vom Körper aus gleichmäßig auf den Proc. ascendens und Proc. pterygoideus erstreckt, und letzterer noch ausgedehnter ist. Die Amphibienähnlichkeit des Palatoquadratums fällt dadurch noch unmittelbarer in die Augen. Aus der Verknöcherung des Proc. ascendens geht wie bei den kionokranen Sauriern die Columella (das Antipterygoid) hervor. — Ueber die Entwickelung des auch bei Sphenodon vorhandenen (SCH., H. u. SW.) Meniscus pterygoideus, durch den das Pterygoid am Proc. basipterygoideus artikuliert, fehlen Angaben. Die Thatsache, daß sich hier bei Sphenodon dieselbe Gelenkeinrichtung findet wie bei den Lacertiliern, kann als Hinweis darauf gedeutet werden, daß Sphenodon von Formen stammt, die ein bewegliches Quadratum hatten, und die Streptostylie erst kürzlich verloren hat. In dieser Hinsicht repräsentieren die kionokranen Saurier den primitiveren, Sphenodon den sekundär abgeänderten Zustand.

Mit der Anlage des Zungenbeinbogens steht die der Columella auris schon auf prochondralem Stadium in kontinuierlichem Zusammenhang. Die Anlage der Columella ist von vornherein eine einheitliche, die Trennung in einen Stapes und eine Extracolumella erfolgt erst sekundär. Das innere Ende der Columellaanlage ist in die Anlage der Ohrkapsel eingelassen, nach der Verknorpelung besteht sogar vorübergehend ein knorpeliger Zusammenhang zwischen beiden genannten Teilen, und erst sekundär wird, durch Umwandlung einer ringförmigen Knorpelzone in Bindegewebe, die Fußplatte der Columella (das Operculum) wieder frei. Das sog. Suprastapediale (HUXLEY) entsteht nach HOW. u. SWINN. als Auswuchs von dem äußeren Teil der Columellaanlage und legt sich an das Palatoquadratum an. Die Verknorpelung erfolgt aber nach SCHAUINSLAND selbständig, ebenso wie die der Knorpelspange, die das seit HUXLEY bekannte Foramen der Extracolumella lateral begrenzt. VERSLUYS sieht daraufhin in dem Suprastapediale den Proc. dorsalis der Lacertiliercolumella, der auch selbständig verknorpeclt. (In Fig. 387 ist das Suprastapediale HUXLEY's dementsprechend als Proc. dorsalis bezeichnet; die lateral von dem Foramen der Extracolumella gelegene Spange ist ohne Bezeichnung geblieben.)

Welche Bedeutung der schon lange bekannten Verbindung des Hyalbogens mit der Ohrcolumella von Sphenodon zukommt, ist vielfach Gegenstand der Kontroverse gewesen. Die Ermittelung von SCHAUINSLAND, sowie von HOWES und SWINNERTON, daß diese Verbindung schon von Anfang an vorhanden ist und sich nicht erst sekundär herstellt, ist für die Beurteilung ein wichtiges Moment. Es gleicht dem bei Sauriern beobachteten embryonalen Verhalten und spricht für die genetische Zusammengehörigkeit beider, der Gesamtcolumella einerseits und des Zungenbeinbogens andererseits. Eine andere Frage ist es, ob das Erhaltenbleiben des Zusammenhanges beider Teile auch beim erwachsenen Tiere als ein Zeichen der primitiven Stellung von Sphenodon anzusehen ist. In dieser Hinsicht hat sehr viel Wahrscheinlichkeit die neuerdings (1903) von VERSLUYS ausgesprochene Ansicht, daß jenes Stehenbleiben auf dem embryonalen Zustand die Bedeutung einer Hemmungsbildung besitzt. Sphenodon leitet sich nach VERSLUYS von Formen ab, die einen wohlausgebildeten schallleitenden Apparat mit Trommelfell besaßen, diesen aber durch die Erwerbung einer

grabenden und schwimmenden Lebensweise wieder rückbildeten. So unterbleibt jetzt bei Sphenodon die Abgliederung des Zungenbeinbogens von der Columella, wie sie sich bei den Lacertiliern vollzieht und wahrscheinlich auch bei den direkten Vorfahren von Sphenodon vollzog, und es tritt so sekundär wieder ein sehr alter Zustand auf. Für die Stammform der jetzt lebenden Sauropsiden muß der Besitz eines Trommelfelles und eine Anordnung der Columella und des Zungenbeinbogens ähnlich der der Saurier angenommen werden. (Schon oben wurde das Vorhandensein eines Meniscus pterygoideus und eines Gelenkes zwischen ihm und dem Proc. basipterygoideus in dem Sinne gedeutet, daß Sphenodon die Streptostylie, also ein Merkmal, das sich die kionokranen Saurier bewahrt haben, sekundär verloren hat.

Ueber die Ausbildung der übrigen Teile des Hyobranchialskeletts von Sphenodon liegen nur dürftige Angaben vor. Bei der prinzipiellen Uebereinstimmung des ausgebildeten Zungenbeines von Sphenodon mit dem der Saurier, z. B. Lacerta, ist aber wohl an der Gleichheit der Deutung der Teile nicht zu zweifeln. Danach sind die 3 Fortsätze auf jeder Seite auch als Cornu hyale, C. branchiale I, C. branchiale II zu bezeichnen. Das Cornu hyale findet Schauinsland auf Knorpelstadium (Kopflänge 4—5 mm) vom Körper getrennt; bei jüngeren Tieren ist auch eine Trennung vorhanden zwischen dem kurzen transversalen Anfangsstück und dem Hauptteil des genannten Hornes. Dadurch dokumentiert jenes transversale Anfangsstück eine gewisse Sonderstellung, die noch näher zu untersuchen bleibt. Bei ganz alten Tieren verschwindet es nach Sch., und an seiner Stelle bleibt nur ein sehnenartiger Strang übrig. Auch das Cornu branchiale I ist auf Knorpelstadium vom Zungenbeinkörper abgegliedert, während das C. branchiale II kontinuierlich knorpelig mit dem letzteren zusammenhängt. Wie die Ausbildung des Körpers selbst und des Processus entoglossus sich vollzieht, ist unbekannt.

II. Knochen.

Als Ersatzknochen des neuralen Primordialcraniums treten auf: Basioccipitale, Pleuroccipitalia, Supraoccipitale, Opisthotica, Prootica, Basisphenoid. Das Skelett der Orbito-temporalregion mit Ausnahme des durch das Basisphenoid ersetzten Bezirks der Basis, sowie das gesamte Ethmoidalskelett bleiben knorpelig. Von den im Gebiet des Visceralskelettes auftretenden Ossifikationen kommen als Komponenten des Oberschädels jederseits noch hinzu: Quadratum und Columella (Antipterygoid), die zum Kieferbogen, und der Stapes, der zum Hyalbogen gehört.

Die Verknöcherung des Basioccipitale beginnt paarig, jederseits von der Chorda mit einer dorsalen und einer ventralen perichondralen Knochenlamelle auf der Basalplatte. Sehr bald erfolgt die Verschmelzung (Schauinsland). — Das Pleuroccipitale jeder Seite scheint nur aus der Verknöcherung des Seitenteiles der Occipitalregion hervorzugehen; es umschließt die Foramina hypoglossi und hilft das For. jugulare begrenzen. Auch an der Bildung des Condylus occipitalis gewinnt es Anteil. Das Supraoccipitale entsteht aus der Verknöcherung des Tectum synoticum und der dorsalen Teile beider Ohrkapseln. Der Proc. ascendens tecti synotici bleibt knorpelig. Die Ohrkapsel wird außerdem noch in zwei knöcherne Territorien zerlegt, von denen auch das hintere, das Opisthoticum, längere Zeit (noch bei jungen ausgeschlüpften Tieren) selbständig bleibt, ehe es mit dem Pleuroccipitale verschmilzt. In dieser Hinsicht verhält sich Sphenodon ähnlicher den Chelonia als den Lacertiliern. Das Prooticum ist das viel ausgedehntere der beiden otikalen Territorien. Das Basiphenoid verknöchert nach Schauinsland wie das Basioccipitale, also paarig und von je einer dorsalen und einer ventralen Lamelle aus, jedoch bleiben hier die beiden Hälften länger getrennt und verschmelzen erst spät. Die Verknöcherung setzt sich in die Basipterygoidfortsätze hinein fort. Später erfolgt eine Verschmelzung des Basisphenoids mit dem Parasphenoid.

Quadratum und Antipterygoid besitzen ihre eigenen Knochenkerne, bleiben aber auch nach völliger Verknöcherung durch eine Knorpelzone im Zusammenhang. Das Quadratum verschmilzt mit dem Quadratojugale.

Als Deckknochen im Gebiet des Oberschädels treten auf: Parietale, Frontale, Nasale, Squamosum, Praefrontale, Septomaxillare, Postfrontale, Postorbitale, Zygomaticum, Quadratojugale, alle paarig; Parasphenoid, unpaar; Praemaxillare, Maxillare, Vomer, Palatinum, Pterygoid, Transversum, paarig. Von diesen bieten das Quadratojugale, Pterygoid und Transversum noch topographische Beziehungen zum Palatoquadratum; auch das Squamosum besitzt dieselben beim ausgebildeten Tier, doch bilden sie sich erst sekundär aus.

Die Knochen des Schädeldaches entstehen am spätesten. Parietale und Frontale legen sich zuerst, wie bei Lacerta, lateral an, auf dem dorsalen Rande des Chondrocraniums (Schauinsland). Nasale, Praefrontale, Septomaxillare, Praemaxillare, Maxillare legen sich an Teile des Nasenskelettes an; ein besonderes Lacrimale besteht nicht. Das Squamosum entsteht, den Figuren von Schauinsland sowie Howes und Swinnerton zufolge, als Deckknochen am lateralen Umfange der Ohrkapsel, dehnt sich dann aber auf das Palatoquadratum aus. Damit dürfte seine Natur sichergestellt sein. Nach Schauinsland besteht zwischen ihm und dem Quadratum anfangs ein Gelenk; es zeigt sich also auch hier zuerst ein Merkmal des streptostylen Typus, das sekundär verloren geht. Von den 3 Knochen, die die Orbita von hinten begrenzen, Postfrontale mediale, Postfr. laterale (Postorbitale), Zygomaticum, besitzt, den Abbildungen zufolge, nur das Postfrontale mediale topographische Beziehungen zum Chondrocranium (zur Sphenolateralplatte, s. Fig. 387).

Am lateralen Umfange der Pars articularis des Quadratums entsteht als Deckknochen das Quadratojugale (Fig. 387). Sein dorsalwärts gerichteter Teil wird von dem Quadratum durch eine Lücke getrennt. Beide Knochen verschmelzen später miteinander. Die Bezeichnung Quadratojugale drückt die Homologie des Knochens mit dem Quadratojugale der Schildkröten aus, das ich als Homologon des Paraquadratums der Amphibien ansehe (1894). Auch Sphenodon zeigt, wie die Fig. 387 lehrt, die topographische Beziehung des Knochens zum Palatoquadratum deutlich. Die Verhältnisse in der Schläfengegend bei Sphenodon liegen somit ähnlich wie bei den Krokodilen, wo auch das Squamosum an der Bildung eines oberen, das Quadratojugale an der Bildung eines unteren Jochbogens beteiligt ist. (Rhynchocephalen und Krokodile sind dizygocrotaph, d. h. sie besitzen 2 Jochbogen, einen oberen und einen unteren.) Andererseits ergiebt sich ein Gegensatz gegenüber Sauriern und Cheloniern, wo das Quadratojugale an der Bildung des oberen Jochbogens beteiligt ist. — Das Parasphenoid entsteht verhältnismäßig spät, von zwei Centren aus, die bald miteinander verschmelzen. Auf diese Weise unpaar geworden, schließt der Knochen die Fenestra hypophyseos von der Ventralseite und verschmilzt später mit dem Basisphenoid (Schauinsland). Der Vomer jeder Seite entsteht als Deckknochen am ventralen Rande des Paraseptalknorpels. Das Pterygoid bildet sich als Deckknochen des Proc. pterygoideus palatoquadrati, erreicht im Verlaufe der Entwickelung sehr bedeutende Dimensionen und verwächst mit dem Quadratum. Hierin liegt nach Schauinsland ein Grund für die spätere Unbeweglichkeit des letzteren. Das Palatinum liegt, wenigstens mit seinem hinteren Ende, noch unter dem vordersten Teil des Proc. pterygoideus Palatoquadrati. Auch dieser Knochen erfährt eine sehr beträchtliche Entwickelung, namentlich in die Breite. Die Zähne entstehen selbständig und verschmelzen sekundär mit dem Knochen. Ohne Beziehung zu Knorpelteilen entsteht anfänglich das Transversum, erst durch weiteres Wachstum nach innen und kaudal erreicht es den Proc. pterygoideus Palatoquadrati.

Im Unterkiefer geht das Articulare als Ersatzknochen aus dem proximalen Gelenkende des Meckel'schen Knorpels hervor; als Deckknochen entstehen an dem letzteren: Dentale, Postoperculare, Angulare, Supraangulare, Complementare. Ein Praeoperculare fehlt. Der Körper des Zungenbeins verknöchert nach Osawa, während Schauinsland ihn auch bei alten Tieren knorpelig fand. Auch das Cornu branchiale I verknöchert; das Cornu hyale verkalkt dagegen nur. Deckknochen treten am Hyobranchialskelett nicht auf.

Krokodile.

Ueber die Schädelentwickelung der Krokodile sind die ausführlichsten Mitteilungen die von W. K. Parker (1883), die sich auf Alligator mississipensis und Crocodilus palustris beziehen. Einige die Orbito-temporalregion betreffende Angaben machte ich selbst (1902). Im ganzen sind unsere Kenntnisse hierüber noch sehr lückenhaft und das Nachfolgende ist nur ein Versuch, aus den Stadienschilderungen Parker's wenigstens die Hauptpunkte zu einer zusammenhängenden Darstellung zu vereinen.

I. Primordialcranium.

Wie bei Sauriern, so ist auch bei Krokodilen zu der Zeit, wo die Skelettteile des neuralen Craniums sich anlegen, die Kopfbeuge sehr stark ausgeprägt, und demzufolge bilden die Anlagen des chordalen und des prächordalen Schädelabschnittes einen etwa rechten Winkel miteinander. Später streckt sich die kraniale Achse.

In seiner Konfiguration zeigt das neurale Primordialcranium der Krokodile große Aehnlichkeit mit dem der Saurier, doch ist es etwas vollständiger, d. h. weniger fenestriert als das letztere. So wird die aus den beiden Parachordalia zusammengesetzte Basalplatte von keiner Lücke durchbrochen; sie setzt sich kontinuierlich über die vordere Chordaspitze hinweg rostralwärts in ein Dorsum sellae fort, dessen freier Rand gegen die Mittelhirnbasis blickt. Die Chorda hört hinter der Hypophyse mit einem ventralwärts abgebogenen und aus der Basalplatte herausragenden Ende auf. Das Dorsum sellae liegt, wie aus Parker's Figuren hervorgeht, im unteren Teil des Mittelhirnpolsters hinter der Hypophyse. Parker's Schilderung zufolge entsteht es durchaus in Kontinuität mit der Basalplatte, erscheint also als der vorderste Teil derselben. Die Selbständigkeit gegenüber der letzteren, die es bei den Sauriern zeigt (als Crista sellaris), dürfte somit wohl mit dem Vorhandensein der Fenestra basicranialis posterior zusammenhängen. — Auch bei Crocodilus schließt die Basalplatte anfangs mit zwei neben dem Chordaeintritt kaudalwärts vorspringenden Höckern ab; später wird der Condylus durch starke Entwickelung der hypochordalen Knorpelmasse einheitlich. Im Gebiet der Occipitalregion beschreibt Parker jederseits nur ein Foramen hypoglossi, in eigener Serie finde ich zwei; durch die Fissura metotica treten der Glossopharyngeus und Accessorio-vagus vereint aus. Die Pars otica der Basalplatte wird vorn jederseits von einem Canalis abducentis durchsetzt (Gaupp 1902), seitlich davon liegt auf der Grenze gegen die Ohrkapsel das Foramen faciale, vor der Ohrkapsel findet sich die Incisura prootica, später zur Fenestra prootica (N. V) geschlossen. An der Ohrkapsel fällt (Fig. 389) die starke Verlängerung der Pars cochlearis auf, die mit ihrer Spitze bis nahe an die Chorda herankommt. Die Auffassung, daß sie eine der Cochlea angepaßte Partie der Basalplatte darstellt (p. 583, 761), wird hier besonders einleuchtend. In der Hauptsache wiederholen sich von den Sauriern her bekannte Verhältnisse: For. endolymphaticum und 2 Foramina acustica in der medialen Wand, For. perilymphaticum basal, Fen. vestibuli lateral-basal. Ein Tectum synoticum bildet sich spät und verbindet auch hier nur die beiden Ohrkapeln. — Im prächordalen Schädelteil entstehen die beiden Trabekel; sie kommen vor der Hypophyse einander sehr nahe und werden durch die „Inter-

trabecula" (PARKER), d. i. das Interorbitalseptum, vereinigt. Als Verdickungen neben dem basalen Rande des letzteren sind sie bis zu den Nasenkapseln zu verfolgen. Durch die Fenestra hypo-

Fig. 388.

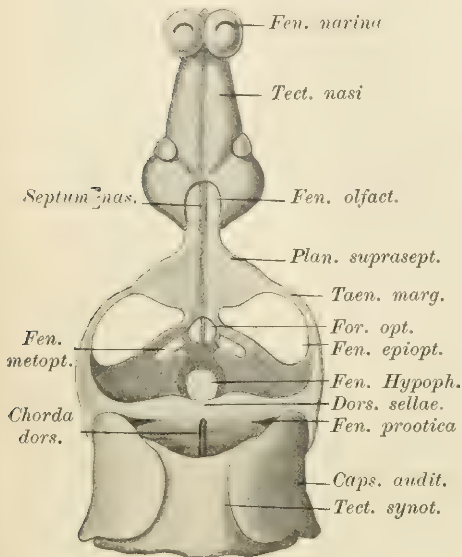


Fig. 389.

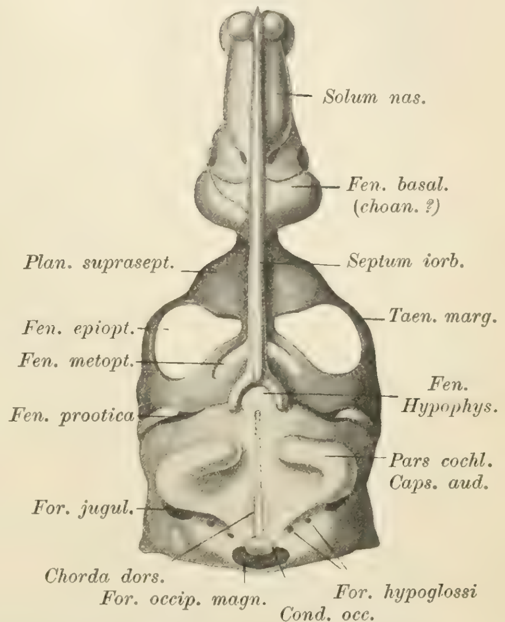


Fig. 388. Neurales Primordialcranium eines $3^1/_2$ Zoll langen Embryo von Crocodilus palustris. Von oben. Nach W. K. PARKER.

Fig. 389. Dasselbe Objekt wie Fig. 388; von unten. Nach W. K. PARKER. Von den beiden Foramina hypoglossi hat PARKER nur das hintere als solches bezeichnet.

physeos treten auch die inneren Carotiden in den Schädelraum. Durch das Auftreten eines Interorbitalseptums ist die Zerlegung der Orbitotemporalregion in 2 Abschnitte, einen hinteren und einen vorderen, gegeben. Die Seitenwand des hinteren breiteren hängt wie bei Lacerta frühzeitig mit der Crista sellaris zusammen, ist dagegen mit der Ohrkapsel wie mit dem Planum supraseptale anfangs nicht verbunden. Nachdem diese Verbindung erfolgt ist, zeigt sich die Seitenwand etwas vollständiger als die bei Lacerta, die Fenster sind kleiner. Die einheitliche Fenestra prootica leitet den gesamten Trigeminus heraus, die Fenestra optica den Opticus, über dieser liegt eine große Fenestra epioptica; Oculomotorius und Trochlearis läßt PARKER durch eine gemeinsame Oeffnung austreten, während ich selbst für sie bei Crocodilus biporcatus (12 mm Kopflänge) gesonderte Foramina finde. Ein Processus basipterygoideus kommt nicht zur Ausbildung (eine Andeutung scheint vorhanden zu sein); sein Fehlen erklärt sich als Rückbildungserscheinung durch den Verlust der Streptostylie und Ausbildung der Monimostylie bei den Krokodilen. Das Septum interorbitale, das sich mit seinem ventralen Rande zwischen die vorderen Hälften beider Trabekel einkeilt (daher Intertrabecula, PARKER). kommt zu bedeutender Entwickelung; an seinen oberen Rand schließt sich jederseits ein Planum supra-

septale an, hinten durch eine Taenia marginalis mit der Schädelseitenwand der hinteren Orbito-temporalregion in Verbindung, vorn in das Dach der Nasenkapsel übergehend (Fig. 388). Als erster Skelettteil der Ethmoidalgegend tritt in der Medianebene das Septum nasi auf, die direkte Fortsetzung des Septum interorbitale, und vorn in eine Cartilago praenasalis auslaufend. Die Verknorpelung der Decke, der Seitenwand und des Bodens der Nasenkapsel erfolgt später in der Richtung von hinten nach vorn. Die durch die Verknorpelung geschaffene Kapsel ist vollständiger als die von Lacerta, und macht einen längeren und schmäleren Eindruck. Die Fenestra olfactoria liegt am hinteren Teile des Daches in horizontaler Ebene, der übrige Teil des Daches ist, Parker's Darstellung zufolge, undurchbrochen (Fig. 388). Auch die Seitenwand erscheint äußerlich kontinuierlich und nur vorn von der Fenestra narina durchbohrt. Endlich ist sogar ein knorpeliger Boden in großer Ausdehnung vorhanden. Eine im hinteren Teil desselben befindliche Lücke hat wohl die Bedeutung einer Fenestra choanalis; doch geht das aus Parker's Schilderung nicht hervor (Fig. 389). Das Planum antorbitale wird vom Septum durch eine Spalte getrennt; ein Proc. maxillaris posterior fehlt. Im Innern bietet die Seitenwand Komplikationen („obere“ und „untere Muschel“), die sich mangels embryologischer Daten einstweilen dem Verständnis entziehen.

Das primordiale Visceralskelett der Krokodile setzt sich nach Parker zusammen aus dem Kiefer-, Zungenbein- und erstem Branchialbogen, wozu noch die Columella auris und der Körper des Zungenbeines kommen.

Am Palatoquadratum, das frei dem lateralen Umfang der vorderen Ohrkapselhälfte anliegt, sind Fortsatzbildungen beachtenswert: der nach hinten gerichtete Proc. oticus und ein nach vorn gehender, die Pars palatina repräsentierender, aber kurzer Proc. pterygoideus, von dem sich noch ein sehr kurzer Proc. ascendens erhebt (Fig. 390).

Die beiden Meckel'schen Knorpel werden vorn durch einen selbständigen Knorpel (Basimandibulare, Parker) verbunden.

Zum Pterygoidfortsatz des Palatoquadratums rechnet Parker noch ein selbständiges Knorpelstück, das dem Os pterygoideum außen anliegt, und an dem ein kleiner Knorpel des Unterkiefers schleift. Letzterer (coronoid cartilage) liegt dem Os complementare innen an; ob er vom Meckel'schen Knorpel abstammt, ist nicht ermittelt. Vielleicht handelt es sich nur um eine Verdickung in einer Sehne.

Die größte Beachtung verdient der Zungenbeinbogen mit der Columella auris. Parker schildert auch diese erst nach bereits eingetretener Verknorpelung. Ueber die ersten Anlagen ist nichts bekannt. Es fehlt somit auch der bindende Nachweis, daß der als Repräsentant des Hyalbogens aufgefaßte Knorpelstrang, mit dem die Columella in Kontinuität steht, wirklich dem genannten Bogen angehört. Erschwert wird diese Beurteilung dadurch, daß jener Knorpelstrang (Fig. 390) mit seinem ventralen Ende sich frühzeitig mit dem Proc. retroarticularis des Meckel'schen Knorpels verbindet, somit keine Fortsetzung bis zum Zungenbeinkörper besitzt (wenigstens auf den bisher untersuchten Stadien). Doch bietet, wie Versluys auseinandersetzt (1903), der von Parker geschilderte Zustand der Columella nach der Verknorpelung so viel Anknüpfungspunkte an die Verhältnisse bei den Sauriern, daß daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit Schlüsse gezogen werden können. Die Deutung von Versluys

ist folgende. Die Columella nach der Verknorpelung besteht aus zwei Stücken, die dem Otostapes und Hyostapes der Saurier entsprechen. Vom lateralen Ende des Otostapes geht ein Proc. dorsalis ab (Suprastapediale, Parker), der wahrscheinlich einen eigenen Knorpelkern (Intercalare) besitzt. Vom Hyostapes geht ventralwärts ein Fortsatz ab (Infrastapediale, Parker), der nicht dem Proc. internus der Sauriercolumella, sondern dem Proc. interhyalis

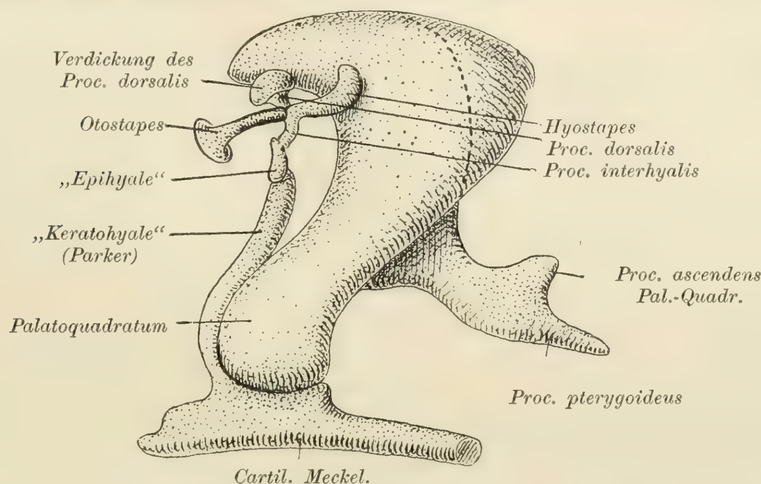


Fig. 390. Palatoquadratum und Columella auris eines Embryo von Crocodilus palustris. Nach W. K. Parker. (Bezeichnungen entsprechen der Auffassung von Versluys.)

derselben entspricht, d. h. dem Fortsatz, der aus dem Verbindungsblastem zwischen der Columella und dem übrigen Zungenbeinbogen hervorging. Bei Krokodilembryonen schließt sich an das Ende dieses Proc. interhyalis ein kleines selbständiges Knorpelstückchen, Epihyale (Parker), an, und auf dieses folgt Parker's Keratohyale, ein längerer Knorpelstrang, der mit seinem ventralen Ende in den Proc. retroarticularis des Meckel'schen Knorpels dicht hinter dem Gelenk übergeht. Bei reifen Embryonen giebt das Epihyale seine Verbindung mit dem Proc. interhyalis auf und verbindet sich mit dem Intercalare (Proc. dorsalis) durch Bindegewebe (Versluys).

Ueber die erste Anlage des Zungenbeinkörpers und des einzigen an ihm jederseits befestigten Hornes fehlen Angaben. Das Horn wird von Parker im Sinne eines Cornu branchiale I aufgefaßt; ein Cornu hyale käme danach nicht zur Ausbildung. Dies ist wahrscheinlich richtig, doch verlangen all diese Dinge erneute Untersuchung.

II. Knochen.

Bei den Krokodilen treten im wesentlichen dieselben Schädelknochen auf wie bei den Sauriern, doch erfahren sie eine kräftigere Ausbildung, und der Zusammenschluß der einzelnen Stücke wird ein viel festerer. Vor allem wird das im Knorpelzustand freie Quadratum nach seiner Verknöcherung unbeweglich mit den benachbarten Knochen verbunden (monimostyler Typus). Eine Folge davon ist, daß die Palatina und Pterygoidea ebenfalls sich fest mit den Knochen der

Schädelbasis vereinen. Sie erfahren eine besondere Verwendung: zur Umschließung des Nasenrachenganges und Bildung eines knöchernen sekundären Gaumens.

Wie schon bei den Urodelen berührt wurde, hat die Monimostylie der Krokodile und Schildkröten einen anderen Charakter als die der Holocephalen, Dipnoer und Amphibien: bei den letzteren verschmilzt das knorpelige Palatoquadratum mit dem neuralen Primordialcranium, bei den monimostylen Reptilien verliert dagegen das Quadratum seine Freiheit durch den Verknöcherungsprozeß. Die beiderlei, im Effekt ähnlichen, Einrichtungen sind also morphologisch nicht vergleichbar.

Als Ersatzknochen des neuralen Craniums entstehen (nach Parker): Basioccipitale, Pleuroccipitalia, Supraoccipitale, Opisthotica, Epiotica (?), Prootica, Basisphenoid, Alisphenoidalia; Stannius erwähnt außerdem noch kleine paarige Ossifikationen in der Gegend der Foramina optica („Alae orbitales"). Deckknochen an diesem Neurocranium sind: Parietale, Frontale (beide paarig entstehend), Nasalia, Squamosa, Postfrontalia, Praefrontalia, Lacrimalia, Praemaxillaria, Maxillaria, Zygomatica, Basitemporalia, Rostrum parasphenoidei, Vomeres. Das Palatoquadratum verknöchert als Os quadratum. Von den zu ihm gehörigen Deckknochen liegt ihm das Quadratojugale (Paraquadratum) vorn an, das Pterygoid bietet Beziehungen zu dem Proc. pterygoideus, das Palatinum und Transversum lassen keine Beziehungen zu Teilen des Palatoquadratums mehr erkennen. Das Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels ossifiziert als Articulare; nach Baur (1895) verschmilzt mit diesem, wie bei Sauriern, ein besonderer kleiner, medial gelegener Deckknochen. Er wurde oben (p. 775) als Postoperculare bezeichnet. Die übrigen Deckknochen des Unterkiefers sind: Dentale, Praeoperculare (Operculare, Cuvier), Angulare, Supraangulare, Complementare (der Cuvier'schen Nomenklatur). Im Bereich des Hyobranchialskelettes endlich repräsentieren der Stapes und das Horn des Zungenbeines perichondral ossifizierende Elemente; Deckknochen kommen hier nicht zur Anlage.

Einige Besonderheiten verdienen Erwähnung. Daß die Ohrkapsel in drei knöcherne Territorien, Opisthoticum, Epioticum, Prooticum, zerlegt wird, geben Miall sowohl wie Parker an. Das Opisthoticum verschmilzt bald mit dem Pleuroccipitale, das Epioticum (dessen Selbständigkeit doch noch der Bestätigung bedarf) mit dem Supraoccipitale. Das Basioccipitale wie das Basisphenoid umschließen bei ihrer Bildung gewisse Abschnitte des tubo-tympanalen Raumsystems; das unpaare Basisphenoidale verschmilzt ferner mit den beiden Basitemporalia, die als selbständige Deckknochen an der Ventralfläche der Pars cochlearis der Ohrkapsel (d. h. also eigentlich an einem Teil der Basalplatte) auftreten (Parker). Sie sind als die selbständig gewordenen Seitenteile des Parasphenoids aufzufassen. Als selbständigen Deckknochen finde ich ein Rostrum parasphenoidei; später verschmilzt es auch mit dem Basisphenoid. Das sog. Alisphenoid geht aus der Ossifikation der Schädelseitenwand vor der Ohrkapsel hervor. Parietale und Frontale werden wie bei Lacerta paarig angelegt auf den oberen Rändern der Seitenwände des Chondrocraniums; später tritt Verschmelzung der beiden Hälften ein. Das außen an der Ohrkapsel entstehende Squamosum vereinigt sich durch einen nach vorn auswachsenden Fortsatz mit dem Postfrontale zur Bildung des oberen Jochbogens. Mit den Lacertilia teilen die Krokodile den Besitz eines besonderen, vom Thränennasengang durchbohrten, Lacrimale. Als Deckknochen der Nasenkapsel verhalten sich Nasale, Praefrontale, Praemaxillare, Maxillare, Vomer. Eine Verschmelzung der beiderseitigen Praemaxillaria erfolgt nicht. Der Vomer, der jederseits am ventralen Rande des Nasenseptums entsteht, blickt anfangs gegen die Schleimhaut der Mundhöhle; durch medianen Zusammenschluß der Gaumenplatten der Ossa palatina wird er ganz in der Tiefe verborgen. Er hilft mit den Gaumenfortsätzen des Maxillare, Palatinum, Pterygoids den Nasenrachengang begrenzen. Die Pterygoide umschließen die Choanen. Bei der Bildung des Gaumens gehen die Weichteile voraus, die Entwickelung der Knochenplatten in ihnen folgt nach (Voeltzkow; s. d. Handb., Bd. II, 2, p. 46). Die Vomeres

trennen eine Strecke weit die Nasenrachengänge voneinander; zwischen den hintersten Abschnitten der letzteren bildet sich eine Scheidewand, indem sich die inneren Ränder der Pterygoide (von oben her) und die der Palatina (von unten her) umkrempeln und einander entgegenwachsen. — Das Quadratum, das Teile des tubotympanalen Raumes umschließt, tritt in feste Verbindung mit dem Prooticum, Pleuroccipitale, Basisphenoid, Alisphenoid, Squamosum, Quadratojugale, Pterygoid; das Quadratojugale formiert mit dem Zygomaticum den unteren Jochbogen. (Die Krokodile sind also wie die Rhynchocephalen dizygocrotaph.) Der Stapes verknöchert nach Parker von zwei Centren aus, von denen das eine im Stiel, das andere in der Fußplatte auftritt.

Schildkröten.

Ueber die Entwickelung des Schildkrötenschädels liegen kurze auf Chelone viridis bezügliche Stadienschilderungen von W. K. Parker (1880) vor, aus denen ein geschlossenes Bild nicht zu erhalten ist. Dazu kommen ältere Angaben, die Rathke (1848) über das Verhalten der Schädelknochen bei reifen Schildkrötenembryonen macht. Der Zustand der Knochen entsprach hier jedoch schon fast völlig dem ausgebildeten. Im Nachfolgenden sind einige Hauptpunkte zusammengestellt; ich ergänze sie durch eigene Beobachtungen.

I. Primordialcranium.

Das neurale Primordialcranium stimmt in den meisten wesentlichen Punkten mit dem der Lacertilier überein. Die Mittelhirnbeuge ist bei seiner Anlage sehr stark ausgesprochen, so daß chordaler und prächordaler Abschnitt, die unabhängig voneinander auftreten, anfangs in fast rechtem Winkel zu einander stehen, und ein hohes knorpeliges Dorsum sellae im unteren Teil des Mittelhirnpolsters als vorderster Abschnitt der Basalplatte entsteht. Es liegt vor der Spitze der Chorda dorsalis, die ihrerseits in der Gegend der Hypophysis cerebri aufhört. Der Hauptteil der Basalplatte wird durch die beiden Parachordalia gebildet; eine Fenestra basicranialis posterior ist im otischen Gebiet auf jungen Stadien vorhanden. Der Condylus occipitalis entsteht wie bei Lacertiliern hauptsächlich aus dem hypochordalen Kommissurenknorpel, doch erfolgt auch eine epichordale Vereinigung beider Parachordalia, und der Proc. odontoideus epistrophei, der sich um das in die Schädelbasis eintretende Chordastück bildet, wird somit allseitig vom Knorpel der Basalplatte umgeben, er bewegt sich in einer Grube, die von hinten her in den Condylus eindringt. Noch am ausgebildeten Schädel ist diese Grube vorhanden (Gaupp 1900). Hypoglossusforamina finde ich bei einem Embryo von Chelone viridis von 22 mm Kopflänge jederseits zwei: durch das vordere treten 2 ventrale Wurzeln aus, so daß deren im ganzen jederseits drei vorhanden sind. Vorn findet sich in der Basalplatte wie bei Lacertiliern das Foramen Abducentis. Der Vagus verläßt die Schädelhöhle durch das For. jugulare (metoticum), während der Glossopharyngeus, wie für das erwachsene Tier bekannt ist und wie ich auch an dem oben erwähnten Embryo finde, durch die Ohrkapsel hindurchtritt. Der Facialis besitzt vorn, wie bei allen Sauropsiden, seine eigene Oeffnung, der Trigeminus dringt mit allen 3 Aesten durch ein gemeinsames For. prooticum aus. Die aufsteigenden Teile der Occipitalregion legen sich mit ihren oberen Enden an die Ohrkapseln an; eine kontinuierliche Verschmelzung bestand bei dem oben erwähnten Embryo aber nicht, und das Tectum synoticum verbindet nur die beiden Ohrkapseln.

An jeder der beiden letzteren sind 2 Foramina acustica, ein For. endolymphaticum, ein vor diesem befindliches Gefäßloch und eine Fenestra vestibuli vorhanden, dagegen fehlt ein For. perilymphaticum. Eine in die Basalplatte vordringende Pars cochlearis des Ohrkapselraumes finde ich beim Chelone-Embryo nicht.

Bei manchen Schildkröten treten alle 3 Hypoglossuswurzeln durch gesonderte Foramina aus (Trionychidae zum Teil, Siebenrock). Die von Baur (1895) bei Platypeltis beobachtete und als Proatlas bezeichnete Abnormität der Hinterhauptsgegend ist wohl dahin zu deuten, daß hier der hinterste der dem Schädel assimilierten Wirbel abnormerweise eine gewisse selbständige Entwickelung eingeschlagen hat. — Das Verhalten des Glossopharyngeus läßt sich ableiten von dem Zustand bei Lacerta durch beträchtliche Einengung des Recessus scalae tympani. Die innere Oeffnung des Nervenloches bei Chelone entspricht der Apertura medialis, die äußere der Apertura lateralis des Recessus bei Lacerta. Wie sich die späteren Verhältnisse des Cavum perilymphaticum entwickeln, ist unbekannt. Jedenfalls ist bei jener Auffassung selbstverständlich, daß ein besonderes For. perilymphaticum fehlen muß; dasselbe liegt eben im Bereich des For. Glossopharyngei.

Die Orbito-temporalregion zeigt auch im wesentlichen mit Lacerta übereinstimmende Verhältnisse. Die Seitenwand im hinteren Abschnitt ist, wenigstens embryonal, vollständiger als bei Lacerta; Oculomotorius und Trochlearis besitzen ihre eigenen Foramina in ihr. Beim Chelone-Embryo von 7 mm Kopflänge besitzen die inneren Carotiden besondere Foramina carotica hinter der Fenestra hypophyseos, auch ein besonderes For. ophthalmicum (für die A. ophthalmica) ist jederseits vorhanden.

Im vorderen Teil der Orbito-temporalregion bilden sich ein hohes Septum interorbitale und über diesem Plana supraseptalia durch Verknorpelung der Seitenwände des vorderen Schädelhöhlenabschnittes aus. Die meisten Besonderheiten zeigt das Skelett der Ethmoidalregion, und bei dem bisherigen Mangel entwickelungsgeschichtlicher Daten sind dieselben im Augenblick auch noch nicht deutbar. Zwischen den Nasensäcken entsteht in der Verlängerung des Septum interorbitale das Septum nasi, vorn (bei Chelone, nach Parker) als kurzer Pränasalknorpel über die Nasenkapseln hinaus vorspringend. Die Verknorpelung der Decke, der Seitenwände und des Bodens schaffen eine vollständiger geschlossene Kapsel als bei den Lacertiliern; abweichend ist vor allem die Bildung eines ausgedehnten, mit dem unteren Septumrand in Verbindung tretenden Bodens. Die Kapsel erhält sich in den ausgewachsenen Zustand des Tieres hinein und ist bei diesem in ihrer Konfiguration durch Seydel für Emys und Testudo beschrieben worden.

Die Fenestra narina blickt ausgesprochener nach vorn als bei den Sauriern; der Nasenkapselboden, der ihren ventralen Umfang bildet, erstreckt sich sehr weit nach hinten, in kontinuierlicher Verbindung mit dem unteren Septumrande. Daher ist die Cartilago paraseptalis nur sehr kurz, und die Fenestra basalis besitzt an dem Kapselboden eine nur geringe Ausdehnung. Dagegen schneidet sie von unten her eine Strecke weit in das sehr hohe Planum antorbitale ein. In dem Boden findet sich dicht neben dem Septum ein Foramen (F. praepalatinum, Seydel), die einfache Mündung eines Kanales, der durch 2 Oeffnungen ins Innere der Nasenkapsel führt. Die hier bestehenden besonderen Einrichtungen können an dieser Stelle nicht weiter besprochen werden, sie sind in ihrer Bedeutung noch nicht ganz verständlich. Bei Emys und Chrysemis ist wie die Cartilago paraseptalis so auch das Planum antorbitale und damit der ganze hinterste Teil der Nasenkapsel vom Septum durch eine Spalte getrennt (wie bei Lacerta), bei Testudo sind die genannten Gebilde kontinuierlich mit dem Septum verbunden. Die Fenestra olfactoria, die Fissura orbito-nasalis und die Cartilago spheno-ethmoidalis verhalten sich ähnlich wie bei Lacerta. Bei Testudo findet sich eine leichte „Muscheleinbiegung“ der lateralen Wand der Knorpelkapsel, da, wo dieser außen die Glandula nasalis externa anliegt, also ähnlich wie bei Urodelen.

Das Palatoquadratum sendet, wie PARKER's Figuren zeigen, im Knorpelzustand (in dem es mit der Ohrkapsel nicht verbunden ist) von seinem Körperabschnitt nach vorn hin einen Fortsatz aus, der das Verhalten eines Proc. pterygoideus zeigt. PARKER bezeichnet seinen Anfangsteil als „pedicle“ (das ist die englische Bezeichnung für den Basalfortsatz des Amphibienquadratums); mit welchem Rechte, bleibt unerörtert. Ein Basalfortsatz des Palatoquadratums kommt bei Schildkröten nicht zur Entwickelung. Die beiden MECKEL'schen Knorpel werden vorn durch ein ziemlich selbständiges Knorpelstück verbunden.

Der vordere Teil des Pterygoidfortsatzes gliedert sich später los und ossifiziert als Epipterygoid. PARKER beschreibt noch einen unter der Nasenkapsel gelegenen drehrunden Knorpel als ethmopalatine cartilage und homologisiert ihn dem vordersten Ende des Palatoquadratums der Teleostier, das in die Verknöcherung des Palatinums einbezogen wird, — auch für diese Homologisierung bleibt PARKER den Beweis schuldig. Von einem selbständigen knorpeligen Anulus tympanicus, der nach PARKER bei Chelone wie bei Batrachiern vorhanden sein soll, finde ich in den zwei mir zur Verfügung stehenden Serien von Chelone nichts.

Besonders empfindlich ist der Mangel in der Kenntnis früher Entwickelungsstadien für das Hyobranchialskelett. PARKER schildert dasselbe erst auf einem Stadium, wo der Zungenbeinapparat wie die Columella auris verknorpelt und völlig voneinander getrennt sind. Die genetische Zugehörigkeit der Columella zum Hyalbogen kann daher nur aus dem Verhalten bei anderen Reptilien (Saurier, Sphenodon) gefolgert werden. Die Columella der Schildkröten bleibt auch beim erwachsenen Tier einheitlich.

Das Zungenbein nach seiner Verknorpelung zeigt im wesentlichen schon die Verhältnisse des erwachsenen Tieres. Der durch eine Knorpelplatte repräsentierte Körper läuft vorn in einen medianen Processus lingualis aus und bietet außerdem jederseits 3 Fortsatzbildungen. An der vorderen lateralen Ecke (Proc. lateral. anter.) sitzt, abgegliedert, ein kurzer Knorpel an, der wohl zweifellos das Cornu principale s. hyale repräsentiert; hinter ihm folgt an der Mitte des Seitenrandes, meist an einem besonderen Proc. lat. intermedius, das lange Cornu branchiale I, und die hintere laterale Ecke des Körpers setzt sich in ein kürzeres Cornu branchiale II fort. Letzteres wird später auch abgegliedert und sitzt dann einem Proc. lat. posterior des Körpers an.

Die gegebene, in den Bezeichnungen ausgedrückte, Deutung der Teile ist die von GEGENBAUR befürwortete und nach dem Vergleich mit dem Zungenbein der Lacertilier die einzig mögliche. PARKER's paradoxe Vorstellung, daß das Cornu hyale ein Hypohyale, das Cornu branchiale I aber ein davon abgegliedertes und selbständig am Zungenbeinkörper artikulierendes Ceratohyale sei, findet durch nichts Begründung. Welche Bedeutung dem bei Schildkröten als selbständiges Knorpelstück vorhandenen sog. Entoglossum zukommt, entzieht sich bisher der Beurteilung; PARKER erwähnt es bei Chelone nicht. SIEBENROCK (1900) beschreibt bei manchen Formen noch ein knorpeliges Epibranchiale am Cornu branchiale I und II; zu welcher Zeit sich dies abgliedert, ist unbekannt.

II. Knochen.

Angaben über die Entwickelung der Schädelknochen der Schildkröten finden sich spärlich bei RATHKE und PARKER; über das Verhalten der ausgebildeten Elemente macht SIEBENROCK (1897) die eingehendsten und auf zahlreiche Formen bezüglichen Mitteilungen.

Zahl und Topographie der Ersatzknochen des neuralen Craniums entsprechen in den wesentlichsten Punkten den Verhält-

nissen bei den Sauriern. Von knöchernen Territorien occupiert werden die Occipital- und Labyrinthregion, sowie die basalen Teile der Orbitotemporalregion in der Umgebung der Fossa hypophyseos. Demnach bleiben der größte Teil des Skelettes der Orbito-temporalregion (Seitenteile und Septum interorbitale), sowie die ganze Ethmoidalregion knorpelig; über die Ausdehnung, in der diese Teile in den erwachsenen Zustand übernommen werden, fehlen Angaben. An dem mir zur Verfügung stehenden Cheloneembryo ist sehr in die Augen fallend die starke chondrifugale Entwickelung der perichondral entstandenen Knochenlamellen, noch bevor der Knorpel des Chondrocraniums Alterationen zeigt. Die Ersatzknochen sind: Basioccipitale, Pleuroccipitalia, Supraoccipitale, Opisthotica, Prootica, Basisphenoid. Das Opisthoticum bleibt selbständig, verschmilzt nicht mit dem Pleuroccipitale. Deckknochen im Gebiet des neuralen Craniums sind jederseits: Parietale (die beiderseitigen bleiben getrennt), Frontale, Squamosum, Postfrontale, Praefrontale, Nasale (den meisten Schildkröten fehlend, und nur bei den Chelydidae, mit Ausnahme von Chelys selbst, vorhanden), Praemaxillare (meist paarig, bei Trionychidae und Chelys unpaar), Maxillare, Zygomaticum, Vomer (unpaar). Ein Parasphenoid wurde bisher nicht beschrieben; Verdacht erregend bezüglich der Existenz von Seitenteilen eines solchen ist die Angabe von Siebenrock, daß bei Chelys und Chelodina der N. Vidianus wie bei den Eidechsen „durch das Basisphenoid" hindurchzieht, das Vorhandensein eines Rostrum p. kann ich für Chelone und Testudo vertreten.

Das Palatoquadratum wird von 2 knöchernen Territorien occupiert: aus der Ossification des Körperabschnittes geht das Os quadratum hervor, das sich mit den benachbarten Knochen fest verbindet (monimostyler Typus) während der vordere Teil des Proc. pterygoideus sich abgliedert und, ossifizierend, zu dem Epipterygoid wird (Parker). Am vorderen Rande des Palatoquadratumkörpers entsteht als Deckknochen das Quadratojugale (wohl dem Paraquadratum der Amphibien entsprechend). Von den Knochen des Pterygopalatinbogens läßt das Pterygoid noch die Natur eines Deckknochens am Proc. pterygoideus Palatoquadrati erkennen, das Palatinum scheint keine Beziehungen zu Knorpelteilen zu haben. Aus dem Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels geht das Articulare hervor; Deckknochen am Meckel'schen Knorpel sind: Dentale, Praeoperculare (nur bei Chelydidae vorhanden), Postoperculare, Angulare, Supraangulare, Complementare (über die Nomenklatur s. Saurier).

Das Parietale entwickelt einen meist breiten absteigenden Fortsatz, der außen von der primordialen Schädelseitenwand und in einigem Abstand von ihr gewissermaßen eine zweite Seitenwand bildet. Es stößt unten auf das Epipterygoid. Zwischen ihm und der primordialen Seitenwand bleibt ein Raum, in dem das Trigeminusganglion liegt und in den auch der Abducens hineintritt. Der Raum gehört also nicht dem eigentlichen, vom neuralen Chondrocranium umschlossenen Schädelcavum an, erscheint aber am trocknen Sammlungsschädel als zum Schädelraum gehörig. — Die Homologie des Epipterygoids der Chelonier mit der Columella (dem Antipterygoid) der kionokranen Saurier ist sehr möglich, aber nicht bewiesen. Das Epipterygoid ist der ossifizierte Proc. pterygoideus, die Columella der ossifizierte Proc. ascendens des Palatoquadratums. Trotz dieser Ungleichheit der primordialen Grundlage wäre es denkbar, daß es sich um die gleiche Ossifikation handelt, die nur in beiden Fällen verschiedenes Verbreitungsgebiet besitzt, vielleicht ausgehend von einem bisher unbekannten gemeinsamen Urzustand, oder aber durch allmähliche Reduktion des Proc. ascendens erklärbar. Letzteres ist mir neuerdings wahrscheinlich. — Die Deck-

knochen der Schläfengegend können verschiedene Anordnungen zeigen: ein geschlossenes Schläfendach bildend (stegocrotapher Typus), einen Jochbogen bildend (zygocrotapher Typus), oder die Schläfengrube ganz frei lassend (gymnocrotapher Typ.).

Ueber die im Zungenbeinapparat auftretenden Ossifikationen verdanken wir SIEBENROCK (1899) ausführliche Angaben. Danach ossifiziert der Körper des Zungenbeins bei fast allen Schildkröten mit zunehmendem Alter ganz oder zum größten Teil, bei Testudo bleibt er zeitlebens knorpelig. Die Ossifikation erfolgt meist von 4 Knochencentren aus, die an den Wurzeln der Proc. lat. posteriores und Proc. lat. intermedii auftreten. Bei Trionychidae kommen 6, ja sogar 8 Knochenterritorien zur Beobachtung. Verschmelzung der verschiedenen Stücke zu einer einheitlichen Knochenplatte erfolgt bei den cryptodiren Schildkröten, wahrscheinlich schließlich auch bei den Trionychidae. Der Proc. lingualis bleibt knorpelig. Verknöcherung des Cornu hyale wurde bisher nur bei Emys orbicularis beobachtet. Dagegen verknöchert ganz regelmäßig das Cornu branchiale I bis auf eine knorpelige Epiphyse. Die Ossifikation geht der des Körpers voraus. Auch das Cornu branchiale II ossifiziert meist und bleibt vielleicht nur bei Testudo zeitlebens knorpelig. Ganz eigentümlich sind die Ossifikationsvorgänge an diesem Horn bei den Trionychidae, indem hier Knochenkerne in wechselnder Zahl auftreten, die nach den verschiedenen Gattungen, ja sogar nach einzelnen Arten variieren kann. Im Entoglossum treten nur bei einigen Chelydidae 2 paarige Knochencentren auf.

Schlangen.

Ueber die Entwickelung des Schlangenschädels liegen die Darstellungen von RATHKE (1839) und von PARKER (1878) vor, beide auf Tropidonotus natrix bezüglich. Infolge der Unvollkommenheit der Untersuchungsmethoden, deren sich beide Forscher bedienten, bleiben noch sehr viele Punkte unbekannt. Auf einige Besonderheiten habe ich selbst aufmerksam gemacht (1902). Für die Entwickelung des Nasenskelettes ist auch hier eine der Arbeiten von BORN (1883) maßgebend.

Von der Schädelentwickelung bei den Lacertiliern weicht die von Tropidonotus in mehreren Punkten ab. In der Orbito-temporalregion kommt Knorpel fast gar nicht zur Ausbildung, und statt dessen übernehmen das Parietale und das Frontale auch die laterale Umschließung des Cavum cranii. Auch in der Ethmoidalregion läßt sich ein Zurücktreten des Knorpels und ein Hervortreten der Deckknochen konstatieren. In welchen Etappen sich phylogenetisch die Reduktion des Chondrocraniums und die stärkere Ausbildung der Deckknochen vollzog, ist bisher nicht bekannt. Seiner Gesamtkonfiguration nach ist der Schädel von Tropidonotus durch beträchtlichere Breite ausgezeichnet. Dies äußert sich schon darin, daß die beiden Trabekel in der Orbito-temporalregion nur zu gegenseitiger Annäherung, aber nicht zur Verschmelzung kommen. Trotzdem ist der tropibasische Typus ganz deutlich ausgeprägt; ein Septum interorbitale fehlt nicht, wie PARKER meint, sondern ist vorhanden, wenn es auch nicht verknorpelt und nicht so zu hoher Ausbildung kommt wie bei den anderen Sauropsiden. Die Verbreiterung der Schädelbasis und die starke Entwickelung der Deckknochen zur Schaffung einer festen Schädelkapsel können aus den Besonderheiten in der Ausbildung des Kiefergaumenapparates verstanden werden.

I. Primordialcranium.

Neuraler Teil. Auch bei dem jüngsten von Rathke untersuchten Embryo von Tropidonotus reichte die Chorda dorsalis nach vorn nur bis zwischen die Gehörbläschen; der vorderste Teil war also bereits zu Grunde gegangen. (Die viel bedeutendere Ausdehnung nach vorn hin und das Vorhandensein einer Terminalknospe der Chorda auf jüngeren Stadien beschreibt Saint-Remy.) Rathke's Schilderung zufolge lagert sich um die Scheide des Kopfteiles der Chorda ein verdichtetes Blastem ab, das sich auch über die vordere Chordaspitze hinweg fortsetzt, und mit dem lateral die Anlagen der Gehörkapseln in Verbindung stehen, während rostralwärts die Anlagen der Trabekel sich ihm anschließen. Aus seiner Verknorpelung geht die Basalplatte hervor, die im Gebiet der Chorda selbst anfangs aus zwei parachordalen Hälften besteht, vor der Chorda von vornherein einheitlich ist, aber hier eine durch nicht verknorpelndes Gewebe verschlossene Lücke (Fenestra basicranialis posterior) enthält (Fig. 391). Vor letzterer bildet der mediane Teil der Basalplatte eine schmale Crista sellaris, wie bei Lacerta. Die Basalplatte schließt vorn mit einem scharfen Rande ab, der gegen das Mittelhirnpolster vorspringt. Hinter den Ohrkapseln wachsen aus der Basalplatte schon früh 2 seitliche Fortsätze heraus, die Occipitalpfeiler, die das verlängerte Mark wie Wirbelbogen umfassen. Ihre oberen Enden gehen in das Tectum synoticum über; zwischen dem Pfeiler und der Ohrkapsel jeder Seite bleibt ein Foramen jugulare bestehen, das den Accessorio-Vagus herausleitet (der Glossopharyngeus tritt weiter vorn durch die Ohrkapsel). Wie die Verknorpelung der Ohrkapseln erfolgt, ist im einzelnen nicht bekannt.

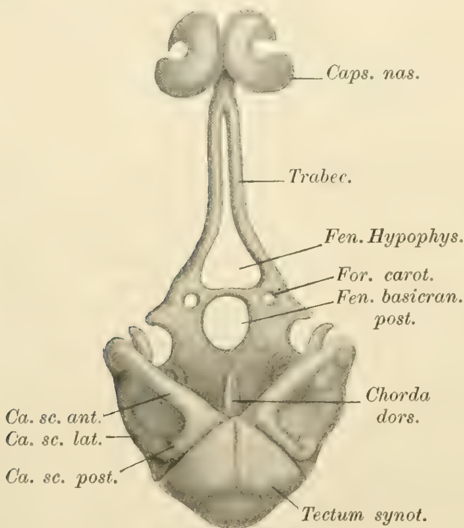


Fig. 391. Chondrocranium eines $2^1/_4$ Zoll langen Embryo von Tropidonotus natrix. Dorsalansicht. ca. 9mal vergr. Nach W. K. Parker.

Eine genauere Darstellung der oben kurz zusammengestellten Vorgänge steht noch aus. Was das Mittelhirnpolster betrifft, so hat Rathke speciell auf Grund des Verhaltens bei der Natter die Bezeichnung mittlerer Schädelbalken dafür eingeführt, im übrigen aber auch schon angegeben, daß diese Gewebsmasse, deren Bildung mit der Kopfkrümmung zusammenhängt, später wieder verschwindet (s. p. 580).

Der Kopfteil der Chorda bleibt bis ans Ende der 3. Periode (d. h. bis zum völligen Verstreichen der Kopf- und Nackenbeuge), selbst nachdem in der Basalplatte die Verknöcherung begonnen hat, kaum verändert erhalten.

Chiarugi (1889), der junge Stadien von Tropidonotus untersuchte, ist über die Zahl der Myotome, die im metotischen Kopfbereich zur Anlage kommen, nicht ganz klar geworden; in etwas vorgeschrittenen Stadien fand er 3 Muskelplatten. Spinooccipitale Nerven fanden sich auf jungen Stadien 4, alle repräsentiert durch ventrale Wurzeln. (Die vorderste entspricht nach Chiarugi möglicherweise mehreren Wurzeln.) Bei einem Tropidonotusembryo von 8 mm Kopflänge kann ich diese 4 Wurzeln be-

stätigen; die beiden vordersten sind die kräftigsten und dringen auf der einen Seite durch ein einheitliches Foramen der Basalplatte (wie es auch CHIARUGI findet) auf der anderen durch 2 selbständige, allerdings nur durch eine sehr dünne Brücke getrennte Oeffnungen heraus. Die dritte und vierte Wurzel sind dünner; ihre Oeffnungen liegen mehr medial. Das weitere Schicksal der Nerven und ihrer Foramina wurde bisher nicht verfolgt. — Durch Verknorpelung des Deckengewebes zwischen beiden Ohrkapseln entsteht das Tectum synoticum, in das die oberen Enden beider Occipitalpfeiler übergehen. Das Tectum scheint hier zum Teil der Occipitalregion zugerechnet werden zu müssen. — Das Cavum cochleare der Ohrkapsel dehnt sich unter dem Foramen n. facialis eine kurze Strecke nach vorn hin aus; die laterale Wand des Cavum cochleare verknorpelt spät. Letzteres gilt auch von der dorsal-medialen Wand des Cavum semicirculare posterius, der der Saccus endolymphaticus anliegt. — Von Oeffnungen der Ohrkapel finde ich auf dem ersterwähnten Stadium: For. endolymphaticum, For. acusticum anterius, For. acusticum posterius, Fenestra vestibuli, For. Glossopharyngei und For. perilymphaticum. In betreff der beiden letztgenannten Foramina verhält sich Tropidonotus anders als Lacerta. Der Glossopharyngeus dringt durch eine sehr feine Oeffnung der medialen Ohrkapselwand in den Kapselraum und verläßt denselben wieder durch das For. perilymphaticum, das eine kleine Oeffnung am Boden der Kapsel darstellt. Sie liegt lateral von dem For. jugulare. Ueber die Bildung des Fen. vestibuli s. Columella (Hyobranchialskelett).

Die Anlagen der Trabekel umfassen mit ihren hinteren Enden die Hypophysis und laufen unter dem Gehirn, in ganzer Länge voneinander getrennt, bis an das vordere Ende des Kopfes, miteinander eine lyraförmige Figur beschreibend. Ihre vorderen Enden konvergieren vorn bis zur Berührung und sind außerdem etwas aufgebogen, so daß sie vor dem Großhirn liegen. Beinahe am Ende eines jeden Balkens geht als unmittelbare Verlängerung von ihm ein kleiner Fortsatz nach außen ab. In der Folge verwachsen die Balken vorn untereinander und bilden so ein niedriges Septum zwischen den beiden Nasensäcken. Die der Orbito-temporalregion angehörigen Abschnitte der Balken verwachsen nicht, sondern werden mit der Vergrößerung der Augen nur mehr zusammengeschoben, so daß sie vor der Fenestra hypophyseos fast parallel zu einander nach vorn ziehen (Fig. 391). Gleichzeitig nehmen sie sehr beträchtlich an Länge, wenig aber an Dicke zu und verknorpeln. Hinten geht von der Wurzel jeder Trabekel ein kleiner Fortsatz nach außen und hinten, umgiebt die A. carotis interna von außen und verschmilzt mit der Basalplatte. So wird die Carotis bei ihrem Eintritt in das Cavum cranii von einem besonderen Foramen umschlossen. Ueber den nebeneinander liegenden Abschnitten der Trabekel in der vorderen Orbito-temporalregion bildet sich ein Septum interorbitale, das an seinem dorsalen Rande in 2 Supraseptalplatten auseinanderweicht, ähnlich wie bei Lacerta. Bei einem Embryo von 8 mm Kopflänge finde ich das Septum aus einem verdichteten Schleimgewebe bestehend, auch die Supraseptalplatten nur durch verdichtetes Bindegewebe repräsentiert. Daß die letztgenannten Platten später verknorpeln, wird von PARKER angegeben; das Interorbitalseptum verknorpelt dagegen offenbar nicht, doch ist sein späteres Schicksal bisher nicht verfolgt worden. Im hinteren Abschnitt der Orbito-temporalregion zeigt der vorhin erwähnte Embryo ebenfalls nur Seitenwände des Cavum cranii, die aus verdichtetem Bindegewebe bestehen, dagegen keinen Knorpel. Auch hier erfolgt nach PARKER aber Verknorpelung wenigstens eines kleinen ventralen Abschnittes. Zur Deckenbildung kommt es in der Orbito-temporalregion nicht.

Durch die bindegewebige Seitenwand im hinteren Abschnitt der Orbito-temporalregion finde ich den Oculomotorius und Trochlearis hindurchtreten; der Trigeminus tritt mit allen Aesten unter der vorderen Ohrkapselkuppel heraus (Incisura prootica), der Abducens besitzt sein eigenes Foramen im vorderen lateralen Ab-

schnitt der knorpeligen Basalplatte. Alle die genannten Nerven gelangen, nachdem sie durch die Schädelwände hindurchgetreten sind, in einen außen von der Seitenwand gelegenen Raum, der von embryonalem Schleimgewebe erfüllt ist und sehr bald durch das sich entwickelnde Parietale einen Abschluß nach außen erhält. Nach vollendeter Ausbildung des knöchernen Schädels erscheint er als Teil des definitiven Cavum cranii (s. Parietale).

Die Nn. optici treten ebenfalls nur durch häutig begrenzte Oeffnungen hinter dem Septum interorbitale aus dem primordialen Cavum cranii heraus.

Die Grundlage des Ethmoidalskelettes bilden anfangs die vorderen Abschnitte der Trabekel, die, wahrscheinlich durch die sich vergrößernden Nasensäcke, zusammengeschoben werden, verschmelzen und so das erste Septum nasi abgeben. Zwischen den vordersten Teilen beider Nasenhöhlen weichen sie von ihrem verschmolzenen Teil wieder auseinander als zwei von diesem ausgehende, kurze und dünne, nach oben gerichtete und nach außen einfach umgebogene Hörner. Im Anschluß an diese Hörner und den vordersten verschmolzenen Teil der Trabekel bildet sich dann ein Paar zarter Knorpeltafeln, die sichelförmig den vorderen und dorsalen Umfang beider Nasensäcke umgeben (Fig. 391). Dazu kommen dann Verdichtungen des perirhinischen Gewebes in bestimmten Bezirken des lateralen Umfanges, hauptsächlich innerhalb des Muschelwulstes, sowie in der Umgebung des Jacobson'schen Organes, namentlich an dessen unterer Seite. Durch die Verknorpelung aller dieser Partieen wird eine Knorpelkapsel geschaffen, die zwar in den Grundzügen die der Lacertilier wiederholt, aber doch in manchen Besonderheiten von der letzteren abweicht, vor allem starke Reduktionen des Knorpels an der Seitenwand und Decke zeigt.

Die Konfiguration des Nasenskelettes der Schlangen ist von Solger (1876) und von Born (1883) geschildert worden. Im Vergleich mit dem der Lacertilier sind einige Punkte besonders hervorzuheben. Wie sich in der Orbito-temporalregion von Tropidonotus in dem Getrenntbleiben der Trabekel ein geringerer Grad seitlicher Kompression des Schädels ausprägt als bei Lacerta, so äußert sich die gleiche Erscheinung in der Ethmoidalregion darin, daß beide Nasenhöhlen zum großen Teile selbständige Innenwände besitzen, die durch einen Internasalraum voneinander getrennt bleiben. Die Zusammenschiebung des Skelettmateriales zur Bildung eines unpaaren Septums erfolgt nur entsprechend den basalen Partieen der Innenwände: nur diese sind zu einem niedrigen, nach vorn hin noch immer mehr an Höhe abnehmenden und schließlich eine ganz niedrige Leiste bildenden Septum verschmolzen. Dieses Septum (Basalstück, Born), in das hinten die Trabekel übergehen, liegt zwischen den hinteren Teilen der Nasensäcke ziemlich hoch, oberhalb des Niveaus der Jacobson'schen Organe; vor den letzteren dagegen gewinnt es basale Lagerung zwischen den untersten Teilen beider Nasensäcke.

Die Innenwand einer jeden Nasenkapsel, die aus dem oberen Rande dieses Septums hervorgeht, ist vorn sehr hoch, hört aber dann ziemlich plötzlich auf, so daß im größeren hinteren Abschnitt der Nasenhöhle oberhalb des Septums eine knorpelige Innenwand nicht mehr besteht. Vorn schließen beide Nasenkapseln mit selbständigen Kuppeln ab. Vom Kuppelknorpel jeder Seite springt nach hinten unterhalb der Apertura nasalis externa eine kaudal frei endende Cart. alaris inferior vor, und außerdem geht von seinem oberen Rande aus die knorpelige Decke nach hinten. Diese hängt mit dem oberen Rande der Innenwand zusammen, soweit eine solche vorhanden ist; im größeren hinteren Abschnitt der Nasenhöhle schließt sie mit medialem freien Rande ab. Es besteht hier also eine große, in die Innenwand und die Decke einschneidende Lücke, die die Fenestra dorsalis, Fen. olfactoria und Fiss. orbitonasalis von Lacerta in sich vereinigt. Lateralwärts dehnt sich die Decke im vorderen Gebiet stark abfallend bis zur Ap. nas. ext. aus, in dem dahinter folgenden Abschnitt biegt sie in die deutlicher abgesetzte Seitenwand um, im hintersten Abschnitt endlich, wo eine eigentliche Seitenwand nicht mehr vorhanden ist, hört die Decke mit lateralem freien Rande auf und biegt in ein niedriges Planum antorbitale um. Eine Seitenwand ist nur in einem beschränkten Gebiet der Nasenhöhle vorhanden, nämlich in dem, das die Muschel beherbergt. In den Muschelwulst hinein setzt sich die Knorpelwand fort und bildet im vorderen Teil des Wulstes eine einge-

bogene Lamelle, die sich kaudal zur Röhre abschließt. Das hintere Ende dieser Röhre setzt sich in einen soliden Knorpelfortsatz fort, der hinter dem queren Abschnitt des Thränennasenganges herabtritt, um den ventral-lateralen Umfang desselben herum nach vorn umbiegt und frei endet. Vor der Muschel endlich zieht noch eine schmale Seitenwandspange von der Decke aus ventralwärts, um hier in die Capsula organi vomeronasalis überzugehen. Diese stellt eine flache, dorsalwärts offene Schale dar mit einer besonderen, den Wulst des JACOBSON'schen Organes stützenden Erhebung (Concha org. vm.). Vorn hängt sie durch eine kurze paraseptal gelagerte Knorpelspange mit dem vorderen Kuppelknorpel zusammen, nach hinten hin geht sie in einen Fortsatz über, der (der Cart. ectochoanalis von Lacerta entsprechend) lateral von dem Ausführungsgang des JACOBSON'schen Organes und von dem Rachenende des Thränenganges nach hinten zieht und dann in eine flache Schale übergeht, die noch den Anfang des Nasenrachenganges zwischen Vomer und Palatinum stützt. In diese Schale geht noch ein zweiter Knorpel über, der etwas lateral von dem eben geschilderten von vorn her kommt und ebenfalls am lateralen Umfang des Thränenganges gelagert ist. Vorn endet er frei. Auf diese Verhältnisse und die Besonderheiten, die die beiden Knorpel und die von ihnen gebildete Schale bei verschiedenen Schlangen darbieten, hat BORN, im Anschluß an SOLGER, aufmerksam gemacht.

Das **primordiale Visceralskelett** besteht aus dem Kieferbogen und dem Hyalbogen; Branchialbogen kommen nicht zur Ausbildung.

Der dorsale Teil des Kieferbogens, das Palatoquadratum, ist bei Tropidonotus sehr einfach gestaltet, durchaus fortsatzlos und wandert im Laufe der Entwickelung am lateralen Umfang der Ohrkapsel, dem er anliegt, von vorn nach hinten, mit seinem dorsalen Umfang dem Squamosum angeschlossen. Die MECKEL'schen Knorpel entwickeln sich in proximal-distaler Richtung innerhalb der ersten Schlundbogen, bis sie am vorderen Ende derselben aufeinander treffen, ohne jedoch zu verwachsen. Dies erfolgt überhaupt nicht.

Innerhalb des embryonalen Zungenbeinbogens entsteht nach RATHKE eine Verdickung, die ebenfalls in proximal-distaler Richtung sich entwickelt. Der rechte und linke Streifen kommen an der unteren Seite des Kopfes sehr bald zu gegenseitiger Berührung, verschmelzen untereinander und stellen nun einen einfachen Bogen dar. Etwas später sondert sich eine jede Seitenhälfte des Bogens in einen oberen kürzeren und einen unteren längeren Abschnitt, die beide weit auseinanderweichen. Aus dem oberen Abschnitt geht die Columella auris hervor; ihr oberes verdicktes Endes senkt sich in die Wand der Ohrkapsel ein und bildet in dieser eine Grube, in deren Tiefe die Fenestra vestibuli entsteht, während das andere Ende sich dem Quadratum anlegt, mit diesem kaudalwärts wandert und durch ein Band verbunden wird. Der größere untere Abschnitt, der mit dem der anderen Seite in der ventralen Mittellinie verschmilzt, wird zu einer Hälfte des Zungenbeins, das somit sehr einfach gestaltet ist und nur aus den unteren Abschnitten beider Hyalbogen besteht.

Genauer verfolgt sind die geschilderten Vorgänge noch nicht, so fehlt eine eingehendere Darstellung der Art, wie die Fenestra vestibuli entsteht. PARKER giebt an, daß die Fußplatte der Columella (das Operculum) durch Verknorpelung des Verschlußgewebes der Fen. vestibuli (die also vorher ausgespart bleibt) entsteht. Er beschreibt ferner ein von der Columellaanlage abgegliedertes Stylohyale, hat dagegen den eigentlichen unteren Teil des Hyalbogens übersehen. Das „Stylohyale" ist vielleicht, wie GADOW meint, die Extracolumella. Mit letzterem Namen bezeichnet GADOW auch bei erwachsenen Schlangen den lateralen knorpelig bleibenden Teil der Columella, im Gegensatz zu dem inneren Teil, der verknöchert. (Nach einer soeben erschienenen Arbeit von MÖLLER ist die Columella nicht hyalen, sondern labyrinthären Ursprungs. Leider konnten die Untersuchungen im Einzelnen nicht mehr verwertet werden. Siehe Litteraturverzeichnis.)

Auch im 3. Visceralbogen beobachtete RATHKE vorübergehend einen „sulzigen Streifen" dicht hinter der Ohrkapsel. Er verschwindet bald wieder.

II. Knochen.

Ausbildung und Anordnung der einzelnen knöchernen Elemente zeigen bei den Schlangen manche Besonderheiten gegenüber den Sauriern. Besonders betrifft das die Deckknochen, während die Ersatzknochen sich sehr ähnlich denen der Saurier verhalten.

Von Ersatzknochen occupiert werden die Occipitalregion, Labyrinthregion und die Basis des hinteren Teiles der Orbito-temporalregion, während die vordere Hälfte der letzteren und die Ethmoidalregion knorpelig bleiben. Basioccipitale und Pleuroccipitalia ersetzen die Occipitalregion; die letzteren kommen über dem Hinterhauptsloch zur Vereinigung und schließen das Supraoccipitale von der Begrenzung desselben aus. Daß das letztgenannte sich mit zwei selbständigen Epiotica verbinde, behauptet Parker, bedarf aber der Nachuntersuchung. Dagegen sind jederseits ein Opisthoticum und ein Prooticum vorhanden; das Opisthoticum verschmilzt mit dem Pleuroccipitale. Das Basisphenoid entsteht nach Parker paarig, jederseits in einer Balkenwurzel; die Ossifikation dehnt sich medialwärts in die Crista sellaris aus (Verschmelzung beider), sowie nach vorn in den Balken zur Seite der Hypophysengrube bis in die Gegend unter dem For. opticum. Davor bleiben die Trabekel unverknöchert. Endlich breitet sich die Ossifikation auch auf das Verschlußgewebe der Fenestra basicranialis posterior aus, auf das sich von hinten her das Basioccipitale fortsetzt (Parker). Das Basisphenoid verschmilzt mit dem Parasphenoid.

Als Deckknochen im Bereich des neuralen Craniums entstehen: Parietale (anfangs paarig, später unpaar), Frontale, Nasale, Squamosum, Postfrontale, Praefrontale, Septomaxillare, Praemaxillare (von vornherein unpaar), Maxillare, Parasphenoid, Vomer (paarig).

Das Palatoquadratum ossifiziert als Os quadratum, das bei den Ophidia eurystomata in beweglicher Verbindung mit dem Squamosum bleibt. Pterygoideum, Palatinum, Transversum entstehen ohne Beziehungen zu Knorpelteilen; nur das hintere Ende des Pterygoids legt sich an das Palatoquadratum an. Ein Deckknochen an der lateralen Oberfläche des Palatoquadratums kommt nicht zur Entwickelung. Vom Meckel'schen Knorpel ossifiziert der Gelenkteil als Articulare, der übrige Teil bleibt zeitlebens erhalten (Rathke); Angulare, Supraangulare, Complementare, Postoperculare, Praeoperculare, Dentale bilden Deckstücke an dem Knorpel. Später erfolgt knöcherne Vereinigung mehrerer Stücke untereinander. Neuuntersuchung ist sehr nötig.

Im Gebiet des Zungenbeinbogens und seiner Derivate verknöchert der innere Abschnitt der Columella als Stapes. Welche Bewandtnis es mit dem Stylohyale hat, das nach Parker verknöchern soll, bleibt noch festzustellen. Das nur aus den unteren Abschnitten beider Hyalbogen bestehende Zungenbein bleibt knorpelig.

Von einigen der genannten Knochenstücke sind Besonderheiten zu erwähnen wert.

Das Parietale entsteht jederseits lateral von der primordialen Seitenwand des Cavum cranii, in einiger Entfernung von derselben, und breitet sich erst nachträglich an seinem oberen Rande medialwärts umbiegend, in dieser Richtung weiter aus, um mit dem der anderen Seite zusammenzufließen. Zwischen dem zuerst aufgetretenen Abschnitt (dem späteren Proc. descendens) und der primordialen Begrenzung des Cavum cranii liegt bei Embryonen (Tropidonotus natrix, 8 mm Kopflänge) ein von Schleimgewebe erfüllter Raum, in den der Oculomotorius, Trochlearis, erste Trige-

minusast und Abducens hineintreten, um erst vor dem Vorderrand des Parietale in die Orbita zu treten. Offenbar wird (dies ist noch nicht verfolgt) der erwähnte Raum, der sich embryonal als außerhalb des primordialen Cavum cranii gelegen erweist, später zu dem definitiven Schädelraum hinzugezogen, dadurch, daß sich dieser (wahrscheinlich unter Resorption des erwähnten Schleimgewebes) bis an das Parietale ausdehnt. So wird es verständlich, daß bei der erwachsenen Schlange der Oculomotorius, Trochlearis, erste Trigeminusast und Abducens innerhalb des Schädelraumes nach vorn verlaufen, um erst durch ein zwischen dem Parietale und dem Frontale gelegenes Foramen orbitale magnum, das auch den N. opticus herausführt, auszutreten. Dies Foramen hat also mit einem For. opticum — wie es früher bezeichnet wurde — nichts zu thun (GAUPP 1902).

Auch vom Frontale entsteht zuerst, nach RATHKE, die vertikale, später an der seitlichen Begrenzung des Cavum cranii beteiligte Platte, und von ihrem oberen Rande aus schreitet der Knochenbildungsprozeß medialwärts umbiegend an der Decke der Schädelhöhle fort. Wie sich im Gebiet der vorderen Orbito-temporalregion das Schicksal der primordialen Schädelseitenwand und des häutigen Septum interorbitale gestaltet, ist unbekannt. Das Squamosum legt sich am lateralen Umfang der Ohrkapsel an und wächst bei den Ophidia eurystomata sehr weit nach hinten hin aus. Das Quadratum verbindet sich mit ihm. — Das Septomaxillare entsteht an gleicher Stelle wie bei den Sauriern, d. h. in der Nasenhöhle als Decke des JACOBSON'schen Organes. Außer ihm gewinnen noch besonders das Praemaxillare, Nasale und der Vomer Anteil an der Herstellung eines festen Nasenskelettes. Die Nasalia wachsen in den Internasalraum ein, die Vomeres schieben sich zur medialen Begrenzung der JACOBSON'schen Organe bis an den unteren Rand des Septums in die Höhe und umfassen diesen. — Das Parasphenoid entsteht nach PARKER zwischen den Trabekeln vor der Fenestra hypophyseos, wächst rückwärts, verschließt die genannte Fenestra ventral und verschmilzt mit dem Basisphenoid. Im wesentlichen ebenso lautet schon die Schilderung RATHKE's, der den Knochen als vorderen Keilbeinkörper beschreibt und hinzufügt, daß ihm noch bei der erwachsenen Natter die beiden Trabekel als dünne Knorpelfäden aufliegen. Auf die Notwendigkeit, das Schicksal des Septum interorbitale genauer zu verfolgen, wurde schon hingewiesen.

Vögel.

Ueber die Entwickelung des Schädels der Vögel liegen, abgesehen von kurzen Bemerkungen RATHKE's, vor allem die ausführlichen Arbeiten von W. K. PARKER (1865, 1876 u. a., namentlich 1870), T. J. PARKER (1891) und SUSCHKIN (1899) vor; dazu kommen kürzere Angaben anderer Autoren, sowie solche, die nur bestimmte Teile betreffen (BORN, FRORIEP, GADOW, TONKOFF). Im Nachfolgenden gebe ich besonders die Resultate der eingehenden Arbeit von SUSCHKIN, die den Schädel von Tinnunculus alaudarius und T. cenchris betrifft, allerdings in einer nach Auffassung und Form (auch in den Bezeichnungen) vielfach veränderten Darstellung; daneben halte ich mich an das TONKOFF'sche Modell des Schädels eines 65 mm langen Embryos von Gallus domesticus (von F. ZIEGLER in Freiburg kopiert) und an eigene Serien von Gallus. Vollständigkeit ist in Bezug auf die speciellen Verhältnisse, besonders der Knochen, nicht erstrebt. Ueber den erwachsenen Vogelschädel s. besonders MAGNUS, sowie GADOW und SELENKA.

SUSCHKIN schildert bei Tinnunculus alaudarius 18 Stadien, die leider nicht genügend nach ihrem allgemeinen Verhalten charakterisiert werden. Im 7. Stadium erfolgt das Ausschlüpfen aus dem Ei, das 18. Stadium ist nahe der Zeit des Ausfluges aus dem Nest.

I. Primordialcranium.

Neuraler Teil des Primordialcraniums.

Der chordale und der prächordale Teil des Primordialcraniums entstehen bei Tinnunculus alaudarius selbständig, ihre Verwachsung

tritt erst später ein. Beide Teile bilden auf jungen Stadien infolge der starken Kopfbeuge einen Winkel von ca. 100° miteinander; dieser streckt sich im Laufe der Entwickelung bis etwa 160°, d. h. bis zu dem Betrag, den er auch beim erwachsenen Vogel besitzt.

Die Basis des chordalen Schädelabschnittes legt sich einheitlich an, eine Entstehung aus 2 Hälften ist weder auf prochondralem Stadium, noch bei der Verknorpelung erkennbar. Die Chorda verläuft innerhalb der einheitlichen basalen Anlage bis in die Nähe des Vorderrandes derselben, dann biegt sie sich, entsprechend der zur Zeit bestehenden Kopfkrümmung, ventralwärts, durchbricht jene Anlage und endet hinter der Hypophysis cerebri. Der vorderste Teil der Basalplattenanlage liegt also vor der Chordakrümmung und springt gegen das Mittelhirnpolster vor (Dorsum sellae); eine selbständige Bedeutung kommt diesem Teil nach Suschkin nicht zu. Mit der Basalplattenanlage kontinuierlich im Zusammenhange steht schon sehr frühzeitig jederseits die Anlage der Ohrkapsel.

Chorda dorsalis. Ueber die frühesten Zustände des vorderen Endes der Chorda dorsalis berichtet Saint-Remy (1896). Bei Gallus domesticus und Anas (boschas) domesticus hängt in der Mitte des 2. Tages das vordere Chordaende noch mit dem Entoderm am vorderen blinden Ende des Kopfdarmes zusammen. Die völlige Trennung vom Entoderm erfolgt erst mit dem Eintritt der Kopfkrümmung, zugleich mit der Bildung der Rathke'schen Tasche, der Seessel'schen Tasche und der primären Rachenhaut. Durch die Kopfbeuge erfährt auch das vordere Chordaende eine hakenförmige Abknickung ventralwärts; die vorderste Spitze, die sich vom Entoderm losgelöst hat, kommt dabei in Berührung erst mit der Basis der Rachenhaut, dann mit der Hypophyseneinstülpung. In der Folge umgiebt sich der Hauptteil der Chorda (branche ascendante, Saint-Remy) mit einer cuticularen Scheide und entwickelt sich durch Umformung seiner Zellen weiter, der abgebogene Teil dagegen (branche descendante, Saint-Remy) geht zu Grunde, indem sich die ihn zusammensetzenden Zellen voneinander lösen und dem Bindegewebe der Umgebung beimischen (Hühnchen, 71 Stunden). Die Zerstörung ergreift weiterhin auch noch die Spitze des Hauptstückes der Chorda, wobei, nach Saint-Remy, die Bindegewebszellen der Umgebung die Rolle von Phagocyten spielen. Durch die Weiterentwickelung der Hypophyse kommt dann die nunmehrige Chordaspitze auch wieder in Berührung mit der Hypophyse. Der Darstellung von Saint-Remy zufolge spielen sich die Zerstörungsvorgänge am vorderen Chordaende bei Gallus und Anas vor der Verknorpelung der Basalplatte ab. Bei Tinnunculus zeigt nach Suschkin die Chorda noch innerhalb der bereits verknorpelten Basalplatte ein ventralwärts abgebogenes vorderes Ende; die Chorda wächst auch noch eine Zeitlang proportional der Basis des chordalen Schädelabschnittes, verkümmert aber dann von vorn her. Beim eben ausgeschlüpften Vogel ist sie, wenn auch schon stark verändert, noch vorhanden; bald darauf, wenn das Basioccipitale und das Basisphenoid verknöchern, geht sie ganz zu Grunde. Bemerkenswert ist eine Erweiterung, die sie anfangs im hintersten Gebiet der Pars occipitalis der Basalplatte zeigt.

Hinter der Ohrkapselanlage beginnt die Reihe der Myotome, von denen 4 der Occipitalregion angehören (Fig. 326, p. 598). Auch das Skelett dieser Gegend zeigt in frühen Stadien eine an die Verhältnisse der Wirbelsäule erinnernde metamere Gliederung. Sie prägt sich aus in der Anlage von 3 mit der perichordalen Basalplattenanlage in Verbindung stehenden Occipitalbogen, von denen der hinterste, auf der Grenze des 4. und 5. Myotoms gelegene, der deutlichste ist. In seinem Gebiet findet sich auch eine Verbreiterung der Chorda (den intravertebralen Erweiterungen der Chorda entsprechend), und an ihm selbst kommt sogar vorübergehend eine Andeutung eines hinteren Gelenkfortsatzes zur Ausbildung. Zu den 3 hinteren occipitalen Myotomen gehen ventrale Nervenwurzeln, von denen die vorderste wieder verschwindet, so daß nur 2 als Hypoglossuswurzeln übrig bleiben. Die vorderste (wieder zu Grunde gehende) Nervenwurzel verläuft vor der vordersten

Occipitalbogenanlage; das Gebiet der lateralen Occipitalanlage zwischen ihr und dem Vagusaustritt differenziert sich nicht mehr zu einem deutlichen Wirbelbogen, doch gehört zu ihm noch die Anlage einer Kranialrippe. Solcher Kranialrippenanlagen giebt es nach Suschkin im ganzen 4, die eben erwähnte und 3 andere, die zu den 3 Occipitalbogen gehören. Sie gehen bald wieder zu Grunde. Bei der Verknorpelung zeigt der hinterste Teil der Basalplatte, der die schon erwähnte Chordaerweiterung einschließt, vorübergehend eine gewisse Selbständigkeit und dokumentiert dadurch noch andeutungsweise die Natur eines früheren Wirbelkörpers; auch die 2 hinteren Occipitalbogen erhalten selbständige Knorpelcentra. Bald aber geht diese Selbständigkeit verloren, und das ganze Occipitalskelett wird zu einem einheitlichen Abschnitt, an dem nur durch die 2 Hypoglossuslöcher die ursprüngliche Metamerie angedeutet ist. Der vordere Rand des lateralen Occipitalteiles (des Occipitalpfeilers) steigt hinter der Ohrkapsel auf; durch die Spalte zwischen ihm und der Ohrkapsel (Fissura metotica) treten anfangs der Glossopharyngeus und, getrennt von diesem, der Accessorio-Vagus aus. Eine Verschmelzung des Occipitalpfeilers mit der Ohrkapsel über dem Vagus erfolgt erst spät, ebenso die Bildung eines Daches in dem hinteren Schädelabschnitt (s. Labyrinthregion). Im Anschluß an das Occipitalskelett verknorpelt endlich eine Platte (Occipitalflügel, Suschkin), die nach ihrer Ausbildung als eine Verbreiterung der Basalplatte in der Occipitalregion erscheint, und deren lateraler, aufwärts gekrümmter Rand mit der Ohrkapsel im Gebiet des äußeren Bogenganges verschmilzt. Dabei werden der Glossopharyngeus und der Accessorio-Vagus in gesonderte Foramina eingeschlossen, und zwischen der Platte und dem lateralen Umfang der Ohrkapsel, unter dem lateralen und vor dem hinteren Bogengang, kommt ein Raum zu stande, in den sich später Teile des Mittelohres einlagern.

Die ganze Occipitalregion erfährt bei Tinnunculus im Laufe der Entwickelung eine relative Verkürzung und Einschiebung in den Schädel (Suschkin), und im Zusammenhang damit erleidet das Foramen occipitale magnum eine Umlagerung seiner Ebene: während es ursprünglich ventral und nach hinten blickt, liegt es später ganz in horizontaler Ebene, blickt also ventralwärts. Dies wird in Zusammenhang mit der Labyrinthregion erörtert werden. Ueber die Stellung des For. occipitale bei erwachsenen Vögeln siehe Selenka-Gadow.

Daß die Occipitalregion des Vogelcraniums embryonal einen metameren Aufbau zeigt, ist zuerst von Froriep (1883) für das Hühnchen festgestellt worden. Froriep fand bei 4-tägigen Hühnerembryonen die 4 Myotome, die im Bereich der Occipitalregion liegen und ventrale Nervenwurzeln für die beiden hintersten derselben. (Chiarugi [1889] konstatierte bei sehr jungen Hühnerembryonen sogar zu den 3 hintersten Occipitalmyotomen Nerven, die aus dorsaler und ventraler Wurzel bestanden.) Auch beim Hühnchen sind, aber nur in bindegewebigem Zustande, jederseits 3 Wirbelbogenanlagen (zwischen dem 2. und 3., dem 3. und 4., dem 4. und 5. Myotom) vorhanden, doch verlieren diese weiterhin ihre Form gänzlich; eine Differenzierung der Wirbelbogen in perichordalen Faserring und Bogenknorpel, wie sie an den Cervikalwirbeln stattfindet, unterbleibt in der Occipitalregion, und das gesamte Bindegewebe, das perichordale sowohl wie das den Myotomen anliegende verdichtet sich gleichmäßig zu einem einheitlichen bindegewebigen Occipitalskelett. Für eine Scheidung desselben in centralen und lateralen Teil bieten nur die Austrittsöffnungen der Nervenwurzeln einen Anhaltspunkt. Die 2 vordersten Myotome verschwinden; nur die beiden hinteren mit ihren zugehörigen ventralen Wurzeln (Hypoglossuswurzeln) bleiben erhalten. Mit dem 6. Tage beginnt in der Occipitalregion die Knorpelbildung, aber nicht von einzelnen Stellen aus, die etwa den Bogen- und

Körperknorpeln an den Rumpfwirbeln zu vergleichen wären, sondern das ganze bindegewebige Occipitalskelett wandelt sich durch einheitliche histologische Metamorphose in einen Occipitalknorpel um, an dem der Hypoglossusaustritt die einzigen bestimmten Grenzmarken abgiebt, sowohl der Glieder als auch für die Unterscheidung von Mittel- und Bogenstücken. Nur darin stimmt das Mittelstück mit den Körperknorpeln der Wirbel überein, daß es zunächst als eine dorsalwärts offene Rinne entsteht, in der die Chorda liegt, und die sich erst nachträglich (Ende des 6. Tages) auch dorsal von der Chorda schließt. Gegen die Elemente der ersten Halswirbelanlage setzt sich das Occipitalskelett nach der Verknorpelung scharf ab. Zu den 3 occipitalen Wirbelbogen gehören Rippenanlagen, die aber nicht zur Verknorpelung kommen. —

Der obigen Schilderung zufolge ist bei Tinnunculus die Metamerie der Occipitalregion noch deutlicher als bei Gallus. Wie viel Skelettmetameren in dem Gebiet anzunehmen sind, das zwischen dem vordersten spino-occipitalen Nerven und dem Vagus sich findet, ist durch direkte Beobachtung nicht zu eruieren. Als sicher darf aber wohl angenommen werden, daß die kaudale Ausdehnung des Vogelschädels die gleiche ist wie die des Reptilienschädels; das würde also heißen: auch die Occipitalregion der Vögel repräsentiert ein auximetameres Neocranium mit 3 sekundär assimilierten spinalen Skelettelementen, die 3 den embryonalen Hypoglossus zusammensetzenden Nerven sind occipito-spinale (a, b, c).

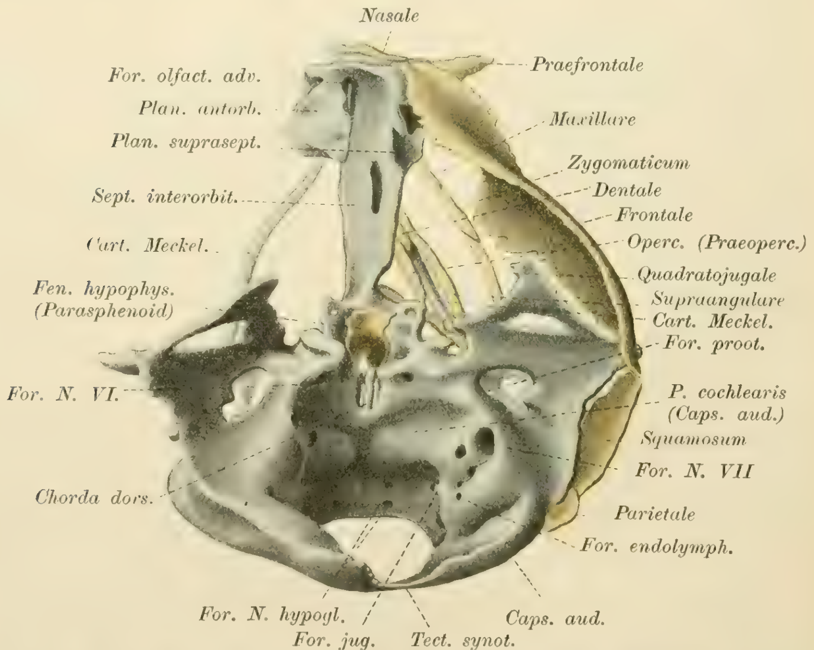


Fig. 392. Schädel eines Huhnembryo von 65 mm Gesamtfadenlänge. Linkerseits sind die Deckknochen fortgelassen. Nach einem bei 20facher Vergr. hergestellten Plattenmodell von W. Tonkoff (kopiert von Fr. Ziegler-Freiburg). Ansicht von oben und etwas von links. Verhältnis der Abbildung zum Modell = 4:9.

Auch in der Labyrinthregion ist die Anlage der Basalplatte eine einheitliche; das betreffende Gewebe geht hinten kontinuierlich in den basalen Teil des Occipitalabschnittes, lateral in das periotische Gewebe über. Die bei der Verknorpelung sich bemerkbar machende Selbständigkeit des hintersten Teiles der Occipitalregion (s. diese) geht bald vorüber. Die Bildung des „Occipitalflügels“, durch den die Fissura metotica eine Strecke weit überwachsen wird und

der Glossopharyngeus und der Vagus in selbständige Foramina eingeschlossen werden, wurde schon geschildert. Der über die Chordakrümmung hinausragende Teil der Basalplattenanlage bildet nach der Verknorpelung ein Dorsum sellae, das hinter dem Infundibulum aufsteigt. Der mittlere Teil desselben wandelt sich im Laufe der Entwickelung aus Knorpel wieder zu Bindegewebe um, das schließlich verknöchert. Auch in der Umgebung des vorderen Chordaendes selbst geht der Knorpel wieder zu Grunde: so entsteht in der Basalplatte die Fenestra basicranialis posterior als ein späte Bildung (Fig. 392). Sie zeigt viel Varianten in ihrer Ausdehnung, bleibt aber im allgemeinen klein. Vorn vereinigt sie sich mit dem Defekt in dem knorpeligen Dorsum sellae, so daß die ganze vordere Chordaspitze zu bestimmten Zeiten wieder nur von Bindegewebe umgeben wird. Der vorderste Teil der Basalplatte wird jederseits vom N. abducens durchsetzt (Fig. 392).

Lateralwärts geht, wie bemerkt, das Gewebe der Basalplattenanlage kontinuierlich in das periotische Gewebe über, und auch die Verknorpelung schreitet von der Basalplatte aus auf das letztgenannte Gewebe vor, so daß auf jüngeren Stadien die Ohrkapsel eine mit der Basalplatte zusammenhängende, oben offene Schale darstellt. Die Pars cochlearis derselben unterbricht gewissermaßen die Basalplatte wie eine medialwärts gegen die Chorda vordringende Röhre (Fig. 392). Vor und über der Pars cochlearis wird der N. facialis bei seinem Austritt aus dem Schädelraum von Knorpel umschlossen; in der medialen Wand der Kapsel selbst bleibt anfangs eine größere gemeinsame Oeffnung, die später in die Foramina für den Ductus endolymphaticus und mehrere Foramina acustica für Aeste des Acusticus zerlegt wird. Am Boden der Ohrkapsel bleibt eine Oeffnung, die Fenestra cochleae, ausgespart, während nach Suschkin bei Tinnunculus die Fenestra vestibuli erst spät auftreten soll, dadurch daß aus der bereits verknorpelten Kapsel der Bezirk, an den sich die Columella auris anlegt, wieder gewissermaßen herausgeschnitten wird. Diese Angabe ist allerdings sehr der Nachprüfung bedürftig (s. Hyalbogen). Im Innern der Kapsel bilden sich Knorpelmassen, durch die die 3 Cava semicircularia streckenweise von dem Hauptraum der Kapsel abgetrennt werden. — Dicht vor der Ohrkapsel verlassen der 2. und 3. Trigeminusast den Schädelraum (Incisura prootica, später zum Foramen prooticum geschlossen).

Das Tonkoff'sche Modell zeigt medial vom Squamosum am vorderen Umfang der Ohrkapsel ein selbständiges Knorpelstück, das die Artikulation mit dem proximalen Ende des Quadratums vermittelt. Soweit ich aus den wenigen mir zur Verfügung stehenden jüngeren Stadien von Gallus erkennen kann, hängt dasselbe anfangs mit der Ohrkapsel zusammen. Sein späteres Schicksal bleibt zu verfolgen.

Die dorsalen Ränder der hinteren Hälften beider Ohrkapseln werden endlich durch ein Tectum synoticum an der Decke des Schädelcavums untereinander verbunden. Es entsteht, wie Suschkin für Tinnunculus betont, durch lokale Verknorpelung des Deckengewebes zwischen beiden Ohrkapseln. Bei Tinnunculus verbindet es sich seitlich bald mit den oberen Enden der Occipitalpfeiler (daher Supraoccipitalplatte, Suschkin), bei Gallus erfolgt zuerst jedenfalls die Verbindung mit den Ohrkapseln, und zwar vermittelst einer vorderen und einer hinteren Brücke, die beide voneinander durch eine Spalte getrennt werden. Die Ebene des Tectum synoticum steht bei

den Vögeln nicht horizontal, sondern entsprechend der Lage des For. occipitale magnum aufgerichtet oder überkippig (s. u.).

Die Besonderheiten in der Konfiguration der Ohrkapsel bei den Vögeln sind wesentlich durch drei Momente bedingt. Das erste ist die starke Entwickelung der Pars cochlearis (Fig. 392): diese stellt eine röhrenförmige Verlängerung der Kapsel vor, die basal- und medialwärts gegen die Chorda hin gerichtet ist, dieser mit ihrem blinden Ende ganz nahe kommt und durchaus als ein Abschnitt der Basalplatte erscheint, der durch das Einwachsen des Ductus cochlearis des häutigen Labyrinthes gehöhlt wurde und so sekundär zur Ohrkapsel hinzukam. Das zweite Moment ist die starke Entwickelung des Abschnittes, der den vorderen häutigen Bogengang beherbergt. Da der letztere bei den Vögeln sehr beträchtliche Längendimensionen erreicht, so muß auch der ihn enthaltende Skelettabschnitt eine entsprechende Entwickelung erfahren und einen großen, dorsal-kaudalwärts gerichteten Bogen beschreiben. Das Cavum semicirculare anterius wird dabei in größerer Ausdehnung von dem Hauptraum der Kapsel abgetrennt, und die Knorpelpartie, die diese Abtrennung bewirkt (dem Septum semicirculare anterius der Saurier entsprechend), wird in dem Maße, als sich der weit geschwungene Canalis anterior von dem übrigen Teil des häutigen Labyrinthes entfernt, auf eine dünne Platte reduziert, die in der Konkavität des Bogenganges liegt und den Grund der vom Cavum cranii aus unter den Bogengang vordringenden Fossa subarcuata bildet. Endlich zeigt ein Vergleich der Ohrkapsel bei den Vögeln mit der bei den Sauriern eine bemerkenswerte Umlagerung aller Teile, als ob eine Drehung um den mit der Basalplatte zusammenhängenden Teil der Kapsel als festen Punkt stattgefunden hätte, bei der die ursprünglich dorsalen Partieen nach hinten, die früher hinteren Partieen aber ventralwärts und nach vorn geschoben wurden. Dies prägt sich vor allem in der Lage der verschiedenen Foramina zu einander aus (Fig. 392). Das Foramen des N. facialis liegt oberhalb der durch die Pars cochlearis gebildeten vorderen Ohrkapselkuppel (also dorsalwärts verlagert), das Foramen des R. anterior n. acustici hinter dem Foramen n. facialis; die 3 Foramina für den R. posterior des Acusticus aber finden sich ventral von jenen beiden, und zwar so, daß die Oeffnungen für den R. ampullae posterioris und den R. sacculi unter dem Foramen acusticum anterius, das Foramen für den R. cochlearis aber unter dem Foramen n. facialis liegt. Das For. endolymphaticum endlich liegt nicht am weitesten dorsal, sondern am weitesten kaudal, hinter dem Foramen n. amp. post. So liegen die Verhältnisse beim Hühnchen (ein Foramen für den R. anterior, 3 Foramina für den R. posterior des Acusticus); bei Tinnunculus beschreibt Suschkin sogar 4 Oeffnungen für die Zweige des R. posterior, ohne sie aber im einzelnen näher zu bestimmen.

Als causa movens für die erwähnte Umlagerung der einzelnen Oeffnungen muß die Größe des Gehirns in Zusammenhang mit der Größe der Augen verantwortlich gemacht werden. Die letztere behindert die Ausweitung der Schädelhöhle nach vorn hin (Septum interorbitale!) und zwingt das Gehirn, sich nach den Seiten und nach hinten auszudehnen. Als Folge ergiebt sich die Niederlegung der Ohrkapseln nach der Schädelbasis hin, ein Vorgang, der unter der Form einer Drehung erscheint, da vorn die Ohrkapsel kontinuierlich in die Basalplatte übergeht, somit fixiert ist. Natürlich handelt es sich nicht um eine einfache Drehung, sondern gleichzeitig um eine Umformung der Kapsel. Wieviel von diesen hypothetischen Prozessen noch ontogenetisch nachweisbar ist, wurde im einzelnen noch nicht verfolgt, doch läßt sich aus Suschkin's Angaben einiges hierher Gehörige entnehmen. Danach ist infolge der sehr starken Kopfbeuge der Winkel zwischen dem chordalen und dem prächordalen Schädelteil embryonal etwa 110°, im Laufe der Entwickelung findet aber eine Streckung der Schädelachse durch Hebung des hinteren Teiles statt bis auf ca. 160°. Andererseits aber giebt Suschkin an, daß die Ebene des Foramen occipitale magnum in frühen Stadien kaudal-ventralwärts, später aber immer mehr ventralwärts blickt, so daß sie beim erwachsenen Tinnunculus ganz horizontal liegt. Diese Umwandlung ist also der Streckung der Schädelachse gerade entgegengesetzt; ihre Ursache dürfte vor allem in der oben erwähnten Ausdehnungsrichtung des Gehirnes liegen, und im übrigen steht sie in vollem Einklang mit der geschilderten Umformung der Ohrkapsel. Als Folge erscheinen dann auch die Lage des Tectum synoticum und der Vorgang, den Suschkin als Einschiebung der Occipitalregion in die Schädelbasis bezeichnet und der sich unter anderem dadurch dokumentiert, daß die Hypoglossusforamina scheinbar nach vorn wandern. In der Hauptsache handelt es sich doch wohl darum, daß die Occipitalregion im Wachstum zurückbleibt, sich also, wie auch Suschkin betont, scheinbar verkürzt, zugleich aber von der nach hinten sich ausdehnenden und niederlegenden Ohrkapsel überwachsen und auch basalwärts niedergedrückt wird. — Wieweit bei den geschilderten Umwandlungen auch die aufrechte

Körperhaltung der Vögel als selbständig gestaltender Faktor in Betracht kommt, läßt sich zur Zeit noch nicht sagen.

Im Gebiet des prächordalen Schädelabschnittes findet SUSCHKIN bei Tinnunculus als selbständige Skelettanlagen die beiden Trabekel, und die unpaare Intertrabecula, aus der die medianen Teile der Orbito-temporal- und Ethmoidalregion hervorgehen. Die übrigen Skelettabschnitte beider Regionen entstehen im Anschluß an die genannten.

In der Orbito-temporalregion legen sich als erste Skelettelemente (aber etwas später als die Basalplatte) die Trabekel an, die anfangs durchaus selbständig sind und mit der Achse der chordalen Schädelbasis einen Winkel von etwa 110° bilden. Ihr kaudales Ende ist also zugleich dorsalwärts, und zwar gegen die Ventralfläche

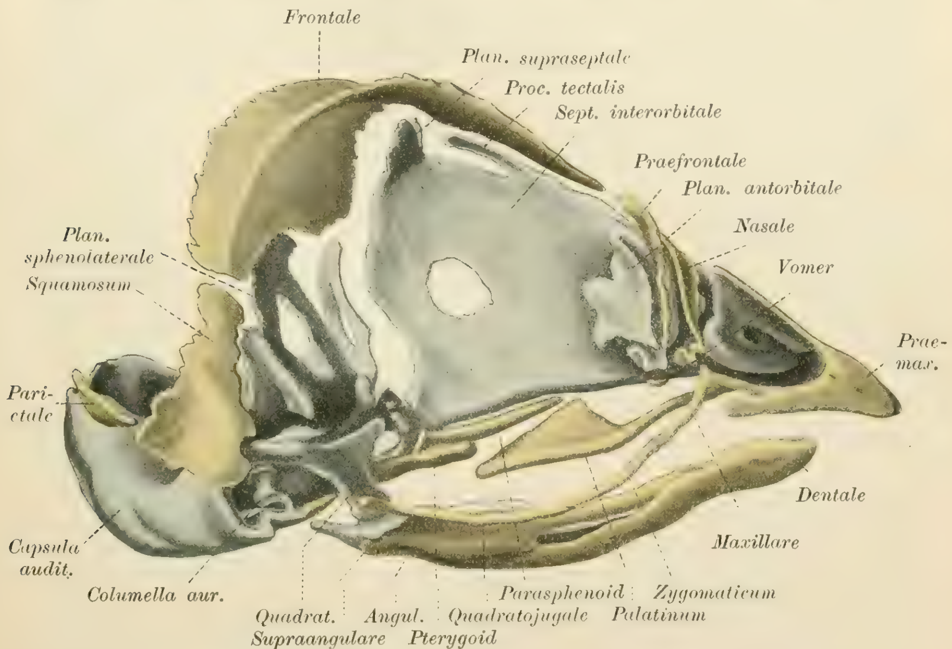


Fig. 393. Dasselbe Modell wie Fig. 392; Ansicht von der rechten Seite.

der Basalplatte, gerichtet. Mit ihren hinteren Enden umfassen sie die Hypophysis (Fenestra hypophyseos), mit ihren rostralen, bis zu den Nasensäcken reichenden Enden divergieren sie anfangs, legen sich aber später vor der Hypophysis aneinander, verschmelzen und bilden so den unteren Rand des Septum interorbitale, das in der Hauptsache als von den Trabekeln unabhängige Gewebsverdichtung auftritt. Damit ist die Konfiguration der ganzen Orbito-temporalregion bestimmt. Dieselbe läßt auch bei den Vögeln zwei Abschnitte, einen hinteren und einen vorderen, unterscheiden: der hintere hat zur Basis die Gegend der Fenestra hypophyseos und erweitert sich über derselben sehr beträchtlich nach den Seiten hin, so daß hier das Cavum cranii seinen größten transversalen Durchmesser gewinnt; im vorderen dagegen bildet sich das sehr hohe Septum interorbitale aus, die großen Augen rücken nahe an die Medianebene heran, die vordersten

Teile des Gehirnes werden dadurch dorsalwärts verdrängt, die Basis des Cavum cerebrale cranii steigt längs des Hinterrandes des Septum interorbitale auf die obere Kante desselben in die Höhe und entfernt sich so von der eigentlichen Schädelbasis. Die Vögel zeigen somit den tropibasischen Schädeltypus in höchster Ausbildung.

Im hinteren Abschnitt der Orbito-temporalregion liegen basal die kaudalen Teile der Trabekel. Vom hinteren Ende einer jeden entwickelt sich ein Fortsatz (Proc. basitrabecularis, Suschkin), der sich ventral- und etwas kaudalwärts unter die parachordale Schädelbasis vorschiebt. Von dieser selbst wird er durch die A. carotis interna getrennt, die über ihm medialwärts tritt, um dann durch die Fenestra hypophyseos in das Cavum cerebrale cranii aufzusteigen. Dadurch, daß sowohl das kaudale Ende der Trabekel wie auch das kaudale Ende des Proc. basitrabecularis an die Ventralfläche der Basalplatte anwachsen, kommt ein die genannte Arterie umschließendes Foramen zu stande. Die dreieckige Fenestra hypophyseos, die durch das Anwachsen der Trabekel an die Basalplatte zu stande kommt, bleibt als Lücke der Schädelbasis bestehen und wird erst später durch das Parasphenoid geschlossen.

Von der Mitte der Länge des Basitrabecularfortsatzes entwickelt sich nach außen ein kleines Höckerchen, als Anlage eines Processus basipterygoideus.

Die bei den Sauriern so gut entwickelten Processus basipterygoidei zeigen sich bei den Vögeln im allgemeinen in Rückbildung. Sehr schön entwickelt sind sie z. B. bei Struthio. Genaue Angaben über ihre Ausbildung und ihren Abgang von der Schädelbasis macht Gadow. Derselbe bemerkt auch, daß sie häufig ontogenetisch in Rückbildung begriffen sind: bei Embryonen und selbst bei älteren Jungen deutlicher entwickelt, später verschwunden oder nur noch angedeutet. Mit dem Pterygoid artikulieren sie an verschiedenen Stellen desselben. Häufig fehlen sie ganz. — Die Bedeutung des Proc. basitrabecularis und der über ihm befindlichen Spalte für die A. carotis interna bleibt einstweilen unklar.

Als seitliche Begrenzung des Cavum cranii im hinteren Abschnitt der Orbito-temporalregion differenziert sich eine dünne Schicht dichteren Bindegewebes, die ventral mit der Trabekel zusammenhängt und vorn in den hinteren Rand des Septum interorbitale übergeht. Diese häutige Schädelseitenwand steigt schräg nach der Seite auf und umzieht, weit lateralwärts ausbiegend, das Gehirn. Zur Verknorpelung kommt sie nur teilweise. Zunächst gilt das von dem unmittelbar über der Trabekel gelegenen Teil. Derselbe verknorpelt in der Ausdehnung von der Basalplatte bis zum Hinterrand des Septum interorbitale, umschließt dabei den N. oculomotorius (hinten) und die A. ophthalmica (vorn), ist aber nicht sehr hoch und bildet somit nur die Wand der tiefen Nische, in der die Hypophyse liegt.

Die selbständige Verknorpelung dieser Wandpartie veranlaßte Suschkin, die letztere als ein besonderes Element, Supratrabecula, zu bezeichnen. Beim Hühnchen wird nur die A. ophthalmica völlig von Knorpel umschlossen, während die Wandpartie, durch die der N. oculomotorius hindurchtritt, unverknorpelt bleibt. Vorn erreicht beim Hühnchen die verknorpelte Partie das Septum interorbitale nicht.

Der zweite Bezirk der Schädelseitenwand im hinteren Teil der Orbito-temporalregion, der zur Verknorpelung kommt, ist der hintere, an die Ohrkapsel sich anschließende. Zuerst verknorpelt im Anschluß an die vordere laterale Partie der Basalplatte die Wandpartie, die den vorderen Teil der Hemisphäre von der Seite und von vorn umgiebt. Die Ebene der durch die Verknorpelung gebildeten Platte, die ich als Sphenolateralplatte bezeichne (Alisphenoidplatte, Parker,

SUSCHKIN), steht, der Form der Hemisphäre entsprechend, quer, so daß die Platte eine Fläche nach hinten, die andere nach vorn gegen die Orbita kehrt und der kaudale Rand zu einem lateralen, der rostrale zu einem medialen wird (Fig. 393). Der Teil, mit dem die Sphenolateralplatte aus der Basalplatte hervorgeht, stellt einen Pfeiler dar, der zwischen dem 2. und 3. Trigeminusast einerseits (hinten) und dem 1. Trigeminusast andererseits (vorn) aufsteigt. Der laterale Rand der Platte verbindet sich in der Folge durch eine breite Brücke oberhalb des 2. und 3. Trigeminusastes mit dem dorsalen Umfang der Ohrkapsel, wodurch die beiden genannten Nerven in ein Foramen prooticum eingeschlossen werden. Bei Tinnunculus wird von demselben noch durch eine besondere Knorpelbrücke ein lateral-dorsaler Abschnitt für eine Vene abgetrennt. Bei derselben Form (nicht aber bei Gallus) wird bei der Verknorpelung der Sphenolateralplatte der N. trochlearis von einem kleinen Foramen nahe dem medialen Plattenrande umschlossen, durch eine am medialen Rande erfolgende Knorpelreduktion später aber wieder aus der Platte ausgeschaltet. Eine nachträgliche Reduktion des Knorpels findet bei Tinnunculus auch am oberen Rande, sowie in der Mitte der Platte statt: durch letzteren Vorgang entsteht in der Platte eine große, nur bindegewebig geschlossene Fontanelle. Der laterale Rand der Sphenolateralplatte zieht sich lateralwärts in einen Vorsprung aus, der den Namen Proc. postorbitalis erhalten hat; der mediale Rand steht vorübergehend bei Tinnunculus mit dem vorderen Planum supraseptale (s. u.) in Verbindung. Im übrigen besteht aber zwischen dem medialen Rande der Sphenolateralplatte und dem hinteren Rande des Septum interorbitale eine große Lücke des primordialen Skelettes; hier besitzt das Cavum cranii keine knorpelige Seitenbegrenzung. Der N. opticus, der hinter dem Septum interorbitale das Schädelcavum verläßt, tritt durch diese große Seitenfontanelle hindurch.

An der Decke des Cavum cranii kommt es zu keiner ausgedehnten Verknorpelung, nur vorübergehend treten bei Tinnunculus, wie SUSCHKIN gezeigt hat, am hinteren Rande des Corpus pineale zwei kleine Knorpelinseln auf, in der Dicke des Bindegewebes, das die Decke bildet. Sie verschwinden später gänzlich.

In der vorderen Hälfte der Orbito-temporalregion differenziert sich außer den Trabekeln eine selbständige Gewebsverdichtung, die SUSCHKIN mit dem Namen Intertrabecula bezeichnet. Sie liegt in der Medianebene und setzt sich zwischen den Nasensäcken nach vorn fort; aus ihrem orbitalen Abschnitt geht das Septum interorbitale, aus dem nasalen Abschnitt das Septum nasi und die Cartilago praenasalis hervor.

Das Septum interorbitale (Fig. 393) bildet sich zwischen den Augen in der vorderen Hälfte der Orbito-temporalregion, vor der Fossa hypophyseos. Sein ventraler Rand verschmilzt mit den Trabekeln, an seinem hinteren, frei anstehenden Rande liegt das Chiasma opticum. Es nimmt im Laufe der Entwickelung sehr beträchtlich an Höhe und Länge zu, und in ihm tritt, nachdem es anfangs, auch nach der Verknorpelung noch, solide war, durch Knorpelresorption eine Lücke, Fenestra septi, auf. An den hinteren Rand des Septums stoßen die häutigen Seitenwände des hinteren Teiles der Orbito-temporalregion an, während sich an den oberen Rand die nach oben divergierenden Seitenwände des supraseptalen, vordersten Schädelhöhlen-

abschnittes anschließen. Die letzteren verknorpeln streckenweise, so daß in den häutigen Wänden knorpelige Supraseptalplatten entstehen. Bei Tinnunculus ist dies, der Darstellung von Suschkin zufolge, an zwei Stellen, einer vorderen und einer hinteren, selbständig der Fall. Zuerst entsteht jederseits eine Supraseptalplatte über dem vordersten Teil des Septums als Seitenbegrenzung des vordersten Zipfels der Schädelhöhle. Diese vordere Supraseptalplatte (Supraorbitalplatte, Suschkin) wird dicht neben dem Septum interorbitale, also ganz basal, von einem Foramen (For. olfactorium evehens) durchbohrt, durch das der N. olfactorius aus dem Cavum cranii heraustritt, um direkt ventralwärts zu dem Nasensack zu verlaufen. Das Cavum cranii selbst schließt also hier blind ab, und zwar wird dieser Abschluß vorn bewirkt dadurch, daß im Anschluß an den oberen Rand des Septum interorbitale nach hinten hin das Gewebe verknorpelt, das die Decke über dem vordersten Schädelhöhlenabschnitt bildet. So entsteht über dem letzteren ein Knorpeldach, und indem sich mit diesem die vorderen Supraseptalplatten beider Seiten in Verbindung setzen, werden die Nn. olfactorii bei ihrem Abgang von dem Gehirn sogar von einer geschlossenen Knorpelröhre umgeben. Die vorderen Supraseptalplatten gehen bald wieder zu Grunde, der Deckenknorpel bleibt aber bestehen, wuchert sogar noch weiter kaudalwärts und bildet so einen vom oberen Rande des Septum interorbitale nach hinten vorspringenden Fortsatz. Er mag Processus tectalis heißen (Fig. 393).

Die vordere Supraseptalplatte steht bei Tinnunculus wenigstens zeitweise kontinuierlich mit dem oberen Rande der Sphenolateralplatte in Verbindung (Suschkin). Offenbar entspricht die Verbindungsbrücke der Taenia marginalis der Saurier. Bei Gallus ist in Stadien, die jünger sind als das des Tonkoff'schen Modelles, ebenfalls jederseits eine Supraseptalplatte als Seitenwand des vordersten Zipfels der Schädelhöhle vorhanden.

Das hintere viel später auftretende Paar von Supraseptalplatten beschreibt Suschkin unter dem Namen Orbitosphenoide. Diese kleinen Platten sitzen viel weiter hinten, oberhalb der Nn. optici, auf der am meisten nach hinten und oben vorspringenden Stelle der Septumkante und stehen bei Tinnunculus mit den vorderen Supraseptalplatten nicht in Verbindung.

Möglicherweise ist bei anderen Vögeln ein solcher Zusammhang noch nachweisbar, denn offenbar stellen auch die „Orbitosphenoide" Verknorpelungen der supraseptal gelegenen Schädelseitenwände dar. Ob es diese hinteren Supraseptalia sind, die in Tonkoff's Modell vom Hühnchen (Fig. 393) zur Darstellung gekommen sind, bin ich mangels der nötigen Entwickelungsstadien nicht zu entscheiden im stande. Auf Serien von jüngeren Gallusembryonen finde ich viel ausgedehntere supraseptale Knorpelpartieen, als Tonkoff's Modell zeigt, aber weiter vorn.

Besondere Beachtung verdient das Verhalten des N. olfactorius zum Primordialcranium. In jüngeren Stadien, wenn das Septum interorbitale noch keine sehr große Ausdehnung besitzt, erstrecken sich die Hemisphären weit nach vorn, die Lobi olfactorii liegen den Nasensäcken sehr nahe, die Nn. olfactorii sind sehr kurz und ziehen nach ihrem Austritt aus dem Schädelcavum fast senkrecht am Interorbitalseptum zu den Nasensäcken herab. Ob bei irgend einer Form zu irgend einer Zeit ein Zusammenhang besteht zwischen dem Skelettgewebe, das die Schädelhöhle begrenzt, und dem, das die Hinterwand der Nasenkapsel bildet, wodurch ein von Skelettgewebe umschlossener Canalis olfactorius gebildet würde, ist nicht bekannt. Nach der Verknorpelung des Interorbitalseptums und der vorderen Supraseptalplatten findet sich jedenfalls bei Gallus zwischen dem For. olfactorium evehens und dem For. olfactorium advehens (am hinteren Umfang der Nasenkapsel) ein längerer Abstand, und der N. olfactorius läuft hier längs des Septum interorbitale, nahe dem oberen Rande desselben herab, mit seinem lateralen Umfang in die Orbita blickend. Dorsalwärts wird er gedeckt durch eine Verbreiterung des oberen Septumrandes, die

wie ein schmales Dach nach der Seite vorspringt, vorn in das Dach der Nasenkapsel, hinten in den Proc. tectalis übergehend. Durch Vorwachsen des vorderen Teiles des Septum interorbitale entfernt sich die Wurzel des Proc. tectalis (der das vorderste Ende des Cavum cranii bezeichnet) von dem For. olfactorium advehens; der Weg, den der N. olfactorius durch die Orbita zurückzulegen hat, wird dadurch länger. Der N. olfactorius selbst verlängert sich, während die Lobi olfactorii mit den Hemisphären weiter zurückweichen. Durch Schwund der vorderen Supraseptalplatte verliert auch der innerhalb des Cavum cranii verlaufende Anfangsteil des N. olfactorius seine Skelettumwandung; am knöchernen Schädel wird dann das For. olfactorium evehens durch das Frontale begrenzt. Das ganze Verhalten des N. olfactorius bei den Vögeln erinnert an das der Teleostier und hängt offenbar wie auch bei diesen mit der starken Ausbildung des Septum interorbitale zusammen. Im einzelnen liegen die Dinge aber nicht ganz gleich und weisen auf selbständige Ausbildung ähnlicher Zustände von verschiedenen Ausgangsformen und auf verschiedenen Wegen hin.

Ethmoidalregion. Im Gebiet der Ethmoidalregion erfolgt die Verdichtung des Bindegewebes zuerst median, zwischen den beiden Nasensäcken (nasaler Teil der Intertrabecula, Suschkin). Aus seiner Verknorpelung gehen das Septum nasi und die vor die Nasensäcke vorspringende Cartilago praenasalis hervor. Innerhalb des Nasenseptums treten bei Tinnunculus 2 Fontanellen auf: eine hintere (kraniofaciale Fontanelle, Parker, Suschkin) im hintersten Gebiet der Nasenhöhle, und eine vordere im Vorhofsabschnitt. Die hintere vergrößert sich im Laufe der weiteren Entwickelung und bricht durch den unteren Rand des Septums durch. So gestaltet sie sich zu einer vom unteren Rand aus tief in das Septum einschneidenden Spalte (kraniofaciale Spalte), durch die beim erwachsenen Tier die Bewegungen des Oberschnabels (mitsamt dem ganzen Ethmoidalskelett) ermöglicht werden. Die vordere Fontanelle schließt sich später. Als Hinterwand der Nasenkapsel jeder Seite bildet sich ein Planum antorbitale. Nach Suschkin entsteht der untere Teil desselben schon frühzeitig im Anschluß an das vordere Ende der Trabekel, während der obere sich erst später im Zusammenhang mit der lateralen Wand der Nasenkapsel bildet.

Nach seiner Ausbildung stellt das Planum antorbitale eine vierseitige Knorpelplatte dar, die auf der Grenze der Orbital- und Nasalhöhle gelagert ist (wobei infolge der Größe der Augen ihr lateraler Rand zugleich etwas weiter vorn steht) und mit ihrem lateralen Rande in die Seitenwand der Nasenkapsel übergeht, während ihr ventraler, medialer und dorsaler Rand frei sind. Der mediale Rand ist durch Bindegewebe mit dem Interorbitalseptum verbunden; zwischen dem kurzen dorsalen Rand, dem Septum interorbitale und dem Nasendach bleibt eine große Oeffnung, durch die der N. olfactorius und der R. ethmoidalis des Trigeminus in die Nasenkapsel eintreten. Sie kann For. olfactorium advehens genannt worden, entspricht aber diesem und einem For. orbitonasale. Bei Suschkin führt das Planum fälschlicherweise den Namen Praefrontale (Fig. 392, 393).

Die Bildung der Decke und der Seitenwände der Nasenkapsel erfolgt im Anschluß an das Septum nasi. Die Verdichtung des perirhinischen Gewebes schreitet an der Decke, immer in Zusammenhang mit dem oberen Rande des Septums, von hinten nach vorn vor und setzt sich, von der Decke aus umbiegend, auf die Seitenwände fort. Die Verknorpelung erfolgt in der gleichen Reihenfolge. So wird die Nasenhöhle von einem Knorpelskelett umgeben, an dem der Konfiguration der Höhle entsprechend zwei Abschnitte zu unterscheiden sind: der hintere Hauptabschnitt und der vordere Vorhofsabschnitt. An dem breiteren Hauptabschnitt verschmälert sich die Decke kaudalwärts, um in den oberen Rand des Septum interorbitale überzugehen; die Seitenwand, die hinten mit dem Planum antorbitale zusammenhängt, folgt bei ihrer Ausbildung der Schleimhaut der oberen Muschel (des Riechhügels) und bildet somit in deren Bereich eine Einbiegung

von außen her, während sie in die untere Muschel eine solide Fortsetzung von der Form einer mit dem freien medialen Rande eingerollten Platte hineinsendet. Ueber die Basis dieser Knorpelmuschel hinaus setzt sich die Seitenwand noch etwas weiter ventralwärts fort, hört aber mit freiem ventralen und vorderen Rande auf, ohne mit der Seitenwand der Vorhofskapsel zusammenzuhängen. Ein Boden des Hauptteiles fehlt.

Suschkin nennt unbegreiflicherweise die ganze Seitenwand „mittlere Muschel".

Die Umwandung des Vorhofsteiles der Nasenhöhle mit Knorpel ist eine vollständigere als die des Hauptteiles. Bei Tinnunculus bildet sich eine Vorhofskapsel, die außer medial (Septum) und oben (Decke) auch noch vorn, seitlich, ventral, und in ihrer unteren Hälfte auch kaudal geschlossen ist; somit behält sie nur lateral die Fenestra narina und in der oberen Hälfte der Hinterwand eine große Oeffnung zur Kommunikation mit der Haupthöhle. Auch in den Wulst der Vorhofsmuschel setzt sich die Skelettbildung in Form einer von der Wand der Vorhofskapsel vorspringenden Platte fort, die zudem mit einem für die Falken charakteristischen Höcker versehen ist. Die Hinterwand der Vorhofskapsel wird bei Tinnunculus von 2 Oeffnungen für die 2 Ausführungsgänge der Glandula nasalis lateralis durchsetzt. Schließlich besitzt Tinnunculus noch einen plattenförmigen Vorsprung der Seitenwand der Vorhofskapsel über der Fenestra narina: accessorische Vorhofsmuschel (Suschkin).

In prinzipiell gleicher Weise vollzieht sich die Verdichtung und Verknorpelung des perirhinischen Gewebes, der Schilderung von Born (1879) entsprechend, beim Hühnchen. Auch hier schreitet der Prozeß von hinten nach vorn, und außerdem vom oberen Rande des Septums auf die Decke und die Seitenwände vor. Die Bildung der septalen Gewebsverdichtung beginnt am 7. Tage, die Verkorpelung erfolgt etwa vom 8. Tage an, am 10. und 11. bildet sich die Vorhofskapsel. In der 2. Woche der Bebrütung erlangt auch der Pränasalknorpel eine erhebliche Dicke und Länge. Während der letztere aber bei Tinnunculus verknöchert, geht er bei Gallus, ebenso wie der untere Rand des Vorhofsseptums, gegen das Ende der Bebrütung wieder zu Grunde (Parker, Born). Die Konfiguration der Nasenkapsel bei Gallus weicht von der bei Tinnunculus in einigen Punkten ab. Wie das Tonkoff'sche Modell zeigt, ist beim Hühnchen das Dach des breiten Hauptteiles von dem schmäleren des Vorhofsteiles durch eine von außen einschneidende Spalte scharf getrennt, und nur dicht neben dem Septumrande gehen beide Abschnitte durch einen sehr schmalen Deckenstreifen ineinander über. Auf den Hauptteil läßt sich im wesentlichen die obige Schilderung übertragen; der Vorhofsteil besitzt dagegen bei Gallus keinen Boden.

Für eine rationelle Vergleichung der Nasenskelette verschiedener Vögel untereinander und mit dem der Reptilien ist erst wenig Material vorhanden. Die Homologie der unteren Muschel mit der Muschel der Reptilien ist schon von Gegenbaur ausgesprochen worden; Born schließt sich ihm an und weist besonders nach, daß die verschiedene Form der Muschel (solide Platte bei den Vögeln, hohle Einbuchtung bei den Sauriern) kein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal ist, das der Homologisierung im Wege stände.

Schicksal der Nasenkapsel. Beim Huhn bleibt das knorpelige Nasengerüst in größter Ausdehnung erhalten; der Proc. praenasalis geht zu Grunde. Bei Tinnunculus unterliegt ein großer Teil des Nasenskelettes der Ossifikation.

B. Primordiales Visceralskelett.

Das Visceralskelett der Vögel besteht aus dem Kiefer-, dem Zungenbein- und dem 1. Kiemenbogen, sowie einer Anzahl unpaarer Copulae. Die Anlagen der Visceralbogen entstehen selbständig ohne Zusammenhang mit dem neuralen Cranium.

Kieferbogen. Das Palatoquadratum (Fig. 393) legt sich an der vorderen-lateralen Wand der Gehörkapsel an, von dieser durch

einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt. In prochondralem Zustand läßt es einen Körper und einen nach vorn-innen gerichteten Fortsatz (Proc. orbitalis, wohl dem Proc. pterygoideus des Reptilien-Palatoquadratums entsprechend) unterscheiden. Dieser anfangs lange Fortsatz bleibt später im Wachstum zurück, dafür entwickelt sich nach der Verknorpelung der Proc. oticus, der sich mit seinem proximalen Ende von unten an den vorderen Teil des Can. semicircularis anterior anlegt. An ihm differenzieren sich später ein medialer und ein lateraler Gelenkhöcker: der mediale liegt der Ohrkapsel, der laterale dem Squamosum an. (Ueber den Knorpel, der sich bei Gallus zwischen die Ohrkapsel und das Palatoquadratum einschiebt, s. Ohrkapsel.) — Auch am distalen Ende des Palatoquadratums, mit dem der MECKEL'sche Knorpel in Verbindung steht, differenzieren sich 2 Gelenkhöcker, ein medialer und ein lateraler. — Die MECKEL'schen Knorpel stehen anfangs mit ihren vorderen Enden weit auseinander, später legen sie sich aneinander. Am proximalen Gelenkende eines jeden entwickeln sich außer der Gelenkfläche für das Palatoquadratum 2 Fortsätze, der Proc. angularis internus und der Proc. angularis posterior (Proc. retroarticularis).

Zungenbeinbogen. Der Hyalbogen ist, der Schilderung von SUSCHKIN zufolge, schon frühzeitig, auf prochondralem Stadium, in einzelne Teilstücke gegliedert. Ein dorsales Stück (Hyomandibulare, SUSCHKIN) berührt mit seinem proximalen Ende den Boden der Ohrkapsel und besitzt mehrere Fortsätze, von denen ein nach abwärts gerichteter als Infrastapediale bezeichnet wird. Ihm schließt sich das kurze, aber selbständige zweite Element (Stylohyale, SUSCHKIN) an. Mit diesem nur durch einen sehr dünnen, undeutlich abgrenzbaren Streifen embryonalen Gewebes verbunden legt sich weit vorn am Mundhöhlenboden als selbständige Gewebsverdichtung das Keratohyale an. Im weiteren Verlauf der Entwickelung verschmelzen die beiden oberen Stücke, und das so entstandene einheitliche Element bildet sich, verknorpelnd, zur Columella auris um, an der das frühere Stylohyale einen Teil des unteren Fortsatzes (Proc. infrastapedialis) bildet. Die Fußplatte der Columella entsteht nach SUSCHKIN bei Tinnunculus dadurch, daß das Gebiet der bereits verknorpelten Ohrkapselwand, gegen welches sich das proximale Ende der Columella anlegt, durch cirkuläre Knorpelreduktion aus der Kapsel gewissermaßen herausgeschnitten wird und mit dem proximalen Columellaende verschmilzt. An der Columella

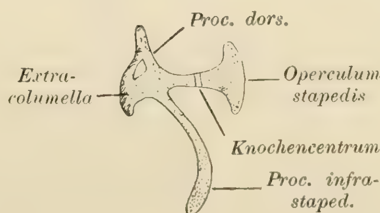


Fig. 394. Linke Columella auris von Tinnunculus alaudarius bei Beginn der Verknöcherung; von unten und etwas von hinten. Nach SUSCHKIN.

bilden sich ferner als Fortsätze das sog. Suprastapediale und Extrastapediale aus; die freien Enden beider werden durch eine selbständig entstehende Knorpelbrücke untereinander verbunden, und so kommt das bekannte Fenster der Vogelcolumella zu stande, das von einem Blutgefäß durchsetzt wird. Das Ende des Extrastapediale verbindet sich später mit dem Trommelfell. Die Anlagen beider Keratohyalia verknorpeln selbständig, legen sich dann vor der Spitze der ersten

Copula aneinander und verwachsen miteinander, wobei in der Mittellinie eine Spalte übrig bleibt. So erhält das aus der Verschmelzung hervorgehende Knorpelstück die Form einer in der Mitte durchbrochenen Pfeilspitze (Fig. 395). Im Anschluß hieran wuchert der Knorpel in der Mittellinie noch weiter in die Zunge ein, so die sog. Cartilago entoglossa bildend.

Der Schilderung Suschkin's zufolge wäre also die Columella in der Hauptsache hyalen, die Fußplatte aber labyrinthären Ursprunges. Die Angaben bezüglich der Bildung der letzteren bedürfen jedoch der Nachprüfung. Der als Proc. infrastapedialis bezeichnete Fortsatz ist nicht dem Proc. internus der Lacertiliercolumella zu vergleichen, da er aus Teilen der ursprünglichen Zungenbeinbogenanlage selbst hervorgeht, während der Proc. internus der Sauriercolumella einen sekundären Auswuchs der Columellaanlage darstellt (Versluys 1903). In dem Verhalten des Proc. infrastapedialis der Vögel sieht Versluys eine an die Krokodilembryonen und an Sphenodon erinnernde Einrichtung. Das sog. Suprastapediale entspricht wahrscheinlich dem Proc. dorsalis des Sauriercolumella, das Extrastapediale der Vögel ist der laterale Stielabschnitt der Extracolomella der Saurier, die Verbindungsspange zwischen beiden (bei den Vögeln) ist eine Wiederholung der bei Sphenodon vorhandenen (Versluys 1903). Die Zerlegung der Columella in einen Stapes und eine Extracolumella erfolgt erst durch den Ossifikationsprozeß.

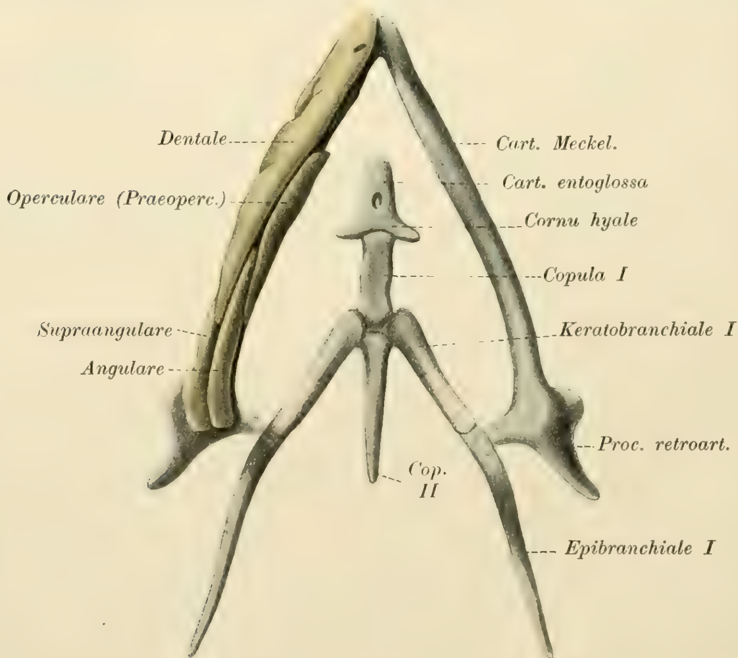


Fig. 395. Unterkiefer und Hyobranchialskelett des Modelles Fig. 392; von der Ventralseite. Die weiße Partie im Keratobranchiale I stellt perichondralen Knochen dar.

Der erste Branchialbogen, der einzige, der bei Tinnunculus (auch beim Hühnchen) zur Entwickelung kommt, ist schon auf prochondralem Zustand in seine zwei als Keratobranchiale und Epibranchiale unterschiedenen Abschnitte gegliedert. Das vordere Ende des Keratobranchiale legt sich an die Grenze der beiden Copulae an (Fig. 395).

Unpaare Copulae werden bei Vögeln zwei angelegt. An die

Spitze der vorderen legt sich das Keratohyale, an die Grenze zwischen beiden Copulae legt sich das Keratobranchiale an. Beide Copulae sind in Knorpelzustand lange voneinander getrennt, verwachsen aber untereinander beim erwachsenen Tinnunculus. Von der unteren Seite des vorderen Endes der ersten Copula gliedert sich manchmal ein Knorpelbezirk ab, den SUSCHKIN als ein Glossohyale auffaßt.

Diese Auffassung hat nicht gerade viel Wahrscheinlichkeit für sich. Plausibler erscheint es, in dem vorderen unpaaren Teil der Cartilago entoglossa ein Glossohyale zu sehen, das seine Selbständigkeit verloren hat. Dies scheint auch die Auffassung von GEGENBAUR (1898) zu sein. Jedenfalls erweist sich das „große“ Horn des Zungenbeinapparates der Vögel als ein Cornu branchiale primum, während das Cornu principale (hyale) nur durch den lateral-hinteren Vorsprung des Entoglossum repräsentiert wird. (Eine während des Druckes erschienene Arbeit von KALLIUS, die manche neue Thatsachen und Auffassungen enthält, konnte leider nicht mehr benutzt werden.)

II. Die Schädelknochen.

Auch bei den Vögeln entstehen die Deckknochen vor den Ersatzknochen. Die Zahl der zur Anlage kommenden Stücke beider Kategorien ist groß, namentlich zeigen die Ersatzknochen eine Vermehrung gegenüber anderen Wirbeltieren. Die einzelnen Knochen behalten aber nur eine Zeit lang ihre Selbständigkeit; wenn der Vogel die ersten Flugversuche macht (MAGNUS), treten ausgedehnte Verwachsungsvorgänge ein, die die Individualität der einzelnen Knochenstücke vernichten und ihrem weiteren Wachstum ein Ziel setzen. Daher sind am ausgebildeten Schädel nur wenige Knochengrenzen noch erkennbar.

Knochen im Gebiete des Oberschädels.

Der Ersatz des neuralen Primordialcraniums durch perichondral entstandene Knochen ist bei den Vögeln ein sehr vollständiger, nur in der Ethmoidalregion bleiben einige Knorpelreste erhalten. Die Ersatzknochen des neuralen Craniums verschmelzen bei Tinnunculus alle miteinander, viele von ihnen verwachsen auch mit Deckknochen. Die Ersatzknochen treten nach den Deckknochen auf.

In der Occipitalregion bilden sich ein Basioccipitale und zwei Pleuroccipitalia; das aus der Verknöcherung des Tect. synoticum hervorgehende Supraoccipitale vervollkommnet das Occipitalsegment. Supraoccipitale und Pleuroccipitalia greifen auf die Ohrkapseln über.

Das Basioccipitale erscheint ziemlich spät; es tritt zuerst in Form zweier perichondraler Knochenlamellen auf der Basalplatte, einer dorsalen und einer ventralen, auf. Von beiden Lamellen aus dringt der Ossifikationsprozeß in die Basalplatte ein, beide Lamellen werden so vereinigt, und der Knorpel der Basalplatte wird durch Knochen ersetzt. Später verschmilzt das Basioccipitale mit dem Basisphenoid und den beiden Pleuroccipitalia. Der Condylus occipitalis verknöchert bei Tinnunculus nur vom Basioccipitale aus, bei vielen anderen Vögeln beteiligen sich daran auch die Pleuroccipitalia.

Das Pleuroccipitale jeder Seite ist in seiner ersten Entstehung noch nicht verfolgt worden; es ist daher unbekannt, von wo die Verknöcherung ausgeht. Der Knochen ersetzt den lateralen Teil der Occipitalregion und dringt auch in den Occipitalflügel und von hier in die Ohrkapsel ein; er umschließt die Oeffnungen des Hypoglossus, Accessorio-Vagus und Glossopharyngeus. Später verwächst er mit dem Basioccipitale, Supraoccipitale und Opisthoticum. Bei vielen Vögeln erstreckt er sich in den Condylus occipitalis hinein, nimmt also teil an der Zusammensetzung desselben; bei Tinnunculus nicht.

Das Supraoccipitale entsteht als unpaare Verknöcherung des Tectum synoticum. Von hier schreitet die Ossifikation auf die beiden Ohrkapseln (Canales anteriores) fort. Später verschmilzt der Knochen mit den Pleuroccipitalia und mit den periotischen Ossifikationen. Beim Hühnchen sind paarige Centra vorhanden (PARKER).

Im Gebiete der Oticalregion findet Suschkin bei Tinnunculus als selbständig auftretende periotische Ossifikationen: Opisthoticum, Epioticum, Prooticum und einige komplementäre Knochencentren an der inneren Ohrkapselwand. Die Ossa periotica verschmelzen alle untereinander sowie mit den benachbarten (Deck- und Ersatz-)Knochen. Auch beim Hühnchen beschreibt Parker ein Pro-, Epi-, Opisthoticum.

Das Opisthoticum entsteht bei Tinnunculus als Verknöcherung am Canalis semicircularis posterior und breitet sich von hier am inneren wie am äußeren Umfang der Ohrkapsel aus. Es verschmilzt mit dem Pleuroccipitale und dem Prooticum. Bei manchen Vögeln nimmt es an der Begrenzung des Hinterhauptsloches teil (Gadow).

Das Epioticum tritt spät (längere Zeit nach dem Ausschlüpfen) auf als unbedeutende und vielen individuellen Schwankungen unterworfene Ossifikation am oberen Teil des Canalis semicircularis posterior. Es verschmilzt mit dem Pleuroccipitale und dem Supraoccipitale.

Das Prooticum beginnt am vorderen Umfang der Ohrkapsel aufzutreten; die Ausgangsstelle der Verknöcherung giebt Suschkin nicht an. Es dehnt sich am äußeren wie am inneren Umfang der Ohrkapsel weit aus, umschließt das Foramen faciale und von hinten her das For. prooticum. Ein kleines komplementäres Verknöcherungscentrum tritt an der medialen Wand der Ohrkapsel unter dem For. endolymphaticum auf und verschmilzt später mit dem Hauptcentrum; ein zweites besonderes Verknöcherungscentrum erscheint am vorderen Rande des Foramen N. cochlearis, bleibt eine Zeit lang selbständig, verschmilzt aber dann mit dem Pro- und Opisthoticum an der medialen Ohrkapselwand. Von dem Prooticum aus schreitet die Verknöcherung auch auf die Knorpelbrücke über dem Foramen prooticum fort; Verschmelzung des Prooticums mit dem Alisphenoid tritt ein.

In der Orbito-temporalregion kommen zur Entwickelung: ein Basisphenoidale, zwei Alisphenoidalia, zwei Orbitosphenoidalia und mehrere Verknöcherungen im Septum interorbitale. Die hauptsächlichste von diesen letzteren entsteht auf der Grenze des Septum interorbitale gegen das Septum nasi; sie mag den ihr von Suschkin gegebenen Namen Mesethmoid behalten und wird unter den Ossifikationen der Ethmoidalgegend zur Sprache kommen. Zwei andere von Suschkin als komplementäre Centra des Mesethmoids bezeichnete Ossifikationen gehören nur dem Septum interorbitale an; ich werde sie als Praesphenoidalia bezeichnen. Die Beziehungen aller dieser Centren zu den sphenoidalen Verknöcherungen der Säuger sind noch ganz unbestimmt.

Die Verknöcherung des Basisphenoidale geht vom hinteren Ende des Rostrum oss. parasphenoidalis aus. Von hier setzt sie sich paarig durch Eindringen periostaler Sprossen zuerst in die beiden Processus basitrabeculares fort und verbreitet sich nach vorn und nach hinten, immer im Zusammenhang mit dem hinteren Teil des Rostrum parasphenoidalis. Die Umgebung der Hypophysengrube mit den Oeffnungen für die Aa. ophthalmicae und für die Nn. oculomotorii und der vordere Teil der Basalplatte mit den Abducensöffnungen werden so durch Knochen ersetzt, durch Zusammenfließen der Ossifikationen beider Seiten entsteht ein unpaares Knochenstück. Hinter der Hypophysengrube bilden der Defekt im knorpeligen Clivus sowie die hintere basikraniale Fontanelle die Wege, auf denen die Verknöcherung an die Innenfläche des Schädels dringt. In späteren Stadien tritt ein paariges Ergänzungscentrum, Peripituitarcentrum (Suschkin), auf, das hinter der Hypophysengrube im Knorpel des Clivus jederseits lateral von dem medianen Einschnitt desselben gelegen ist; von hier geht die Verknöcherung auf die Membran über, die den erwähnten Einschnitt überspannt, so daß ein knöchernes Dorsum sellae entsteht. Vor der Hypophysengrube verknöchert der hintere Teil des Septum interorbitale vom Basisphenoid aus. Verschmelzungen erfolgen mit dem Basioccipitale, den periotischen Verknöcherungen, den Alisphenoiden und dem Mesethmoid. Vom Basisphenoid geht die Ossifikation auch auf die bindegewebige Wand des Recessus tympani anterior über. — Das Dorsum sellae ist dem Gesagten zufolge in seiner medianen Partie erst knorpelig, dann bindegewebig, dann knöchern.

Das sog. Alisphenoidale stellt eine Verknöcherung des Sphenolateral-

knorpels dar, die bei Tinnunculus vom unteren Rande der in demselben befindlichen Fontanelle ihren Ausgang nimmt. Der Knochen umwächst die Fontanelle und dringt in den Proc. postorbitalis ein. In der Folge setzt sich die Verknöcherung auch auf das Bindegewebe fort, das in der erwähnten Fontanelle ausgespannt ist und schließt dieselbe knöchern vollständig; ferner auch auf das Bindegewebe, das die große, zwischen Sphenolateralknorpel, Interorbitalseptum und Os frontale befindliche Lücke verschließt. Auch dieses verknöchert so zum großen Teil von dem Alisphenoid aus; der N. trochlearis wird dabei in ein besonderes Foramen eingeschlossen (Tinnunculus und andere Falken) oder gemeinsam mit dem N. opticus umgeben. Verschmelzung des Alisphenoids tritt ein mit dem Basisphenoid, den periotischen Verknöcherungen (Prooticum), dem Orbitosphenoid, Frontale, Squamosum. Beim Hühnchen verknöchert das Alisphenoid von zwei Centren aus, die vor und hinter der Fontanelle liegen. Auch der Proc. postorbitalis erhält später ein eigenes Centrum (Parker).

Das Orbitosphenoid geht aus der Verknöcherung der hinteren Supraseptalplatte hervor. Die Verknöcherung tritt spät, postembryonal, auf. Beide Orbitosphenoide verwachsen untereinander und mit den Verknöcherungen des Septum interorbitale, mit dem Alisphenoid und dem Frontale jeder Seite. Sie helfen die Foramina optica begrenzen.

Präsphenoidale Ossifikationscentra finden sich bei Tinnunculus nach Suschkin in der Zweizahl. Das eine liegt hinter, das andere über der Fenestra septi interorbitalis. Suschkin bezeichnet sie als komplementäre Centra des Mesethmoids. Das hintere Centrum verschmilzt mit beiden Orbitosphenoidalia, an deren Wurzel es liegt, im übrigen tritt Verschmelzung beider Centra untereinander sowie mit dem Mesethmoid ein. Auf diese Weise wird, da auch das Basisphenoid weit in das Septum interorbitale vordringt, das letztere völlig in Knochen übergeführt.

In der Ethmoidalregion treten bei Tinnunculus längere Zeit nach dem Ausschlüpfen Ossifikationscentren in größerer Anzahl auf, teils unpaar median, teils paarig. Sie gehören dem Hauptteil der Nasenkapsel, dem Vorhofsteil und der Cartilago praenasalis an. Alle diese ethmoidalen Verknöcherungen fließen untereinander zur Bildung des knöchernen Ethmoidalskelettes zusammen, das auch mit den benachbarten Deckknochen in Verwachsung tritt. Die Verknöcherung des Planum antorbitale verwächst mit dem Septum interorbitale. Knorpelig bleiben bei Tinnunculus nur eine quere Zone am Dach der Nasenkapsel über der kraniofacialen Spalte: dadurch wird die selbständige Beweglichkeit des Oberschnabels ermöglicht; ferner ein großer Teil der Seitenwand des Hauptabschnittes der Nasenkapsel mit der mittleren Muschel.

Im speciellen beschreibt Suschkin bei Tinnunculus folgende Centra. Zwei unpaare Centra liegen übereinander im Septum interorbitale, am Uebergang desselben in das Septum nasi; sie fließen bald zusammen und bilden das Mesethmoideum Suschkin's. Von ihm aus verknöchert das Septum zwischen der Fenestra septi interorbitalis und der kraniofacialen Spalte; am hinteren Rande der letzteren, ganz ventral, tritt ein kleines selbständiges komplementäres Centrum hinzu. Das Mesethmoid verschmilzt mit dem Basisphenoid unterhalb der Fenestra septi interorbitalis, mit den präsphenoidalen Ossifikationen und den vorderen Verknöcherungen der Ethmoidalgegend. Ferner treten auf: ein unpaares Centrum im Septum des Hauptabschnittes der Nasenhöhle, vor der kraniofacialen Spalte; jederseits ein Centrum im Planum antorbitale; jederseits zwei Centra am Dach der Vorhofskapsel über der Apertura nasalis externa, eins am unteren Rande dieser Apertura, eins in der unteren Wand der Vorhofskapsel, und endlich ein unpaariges am Dach der Vorhofskapsel. Die Cartilago praenasalis verknöchert von einem unpaaren und zwei paarigen Centren aus. Die Verknöcherung der unteren Wand der Vorhofskapsel hängt frühzeitig zusammen mit dem Proc. palatinus oss. maxillaris; Suschkin hält es für möglich, daß hier die Deckknochenossifikation auf den Knorpel übergreift. Dasselbe ist vielleicht auch der Fall vorn lateral am Pränasalknorpel: hier entsteht die Verknöcherung im Zusammenhang mit dem Proc. palatinus oss. praemaxillaris.

Bei Gallus ist nach Parker noch 9 Monate nach dem Ausschlüpfen das Nasenskelett, abgesehen von dem Mesethmoid, knorpelig. Die Verknöcherung scheint auch lange nicht so vollständig zu werden wie bei Tinnunculus, was offenbar mit der Art der Nahrung, die an das Ethmoidalskelett von Tinnunculus größere Anforderungen stellt, zusammenhängt. Der Pränasalknorpel geht bei Gallus zu Grunde.

Als Deckknochen im Gebiete des neuralen Craniums entstehen: Parietale, Frontale, Nasale, Squamosum, Praefrontale, Zygomaticum (alle paarig), Parasphenoid (dreiteilig entstehend, dann unpaar werdend), Vomer (paarig entstehend, dann unpaar werdend), Praemaxillare (wie Vomer), Maxillare (paarig). Dazu kommen einige accessorische, nicht bei allen Formen konstante Knochen. Die Deckknochen des Schädelgewölbes entstehen spät, infolge der starken Entwickelung des Gehirns in frühen Stadien.

Das Parietale entsteht, wie Tonkoff's Modell (Fig. 393) zeigt, beim Hühnchen lateral, am oberen Rande der Ohrkapsel, ziemlich weit hinten. Von hier wuchert es nach innen; sein hinterer Rand stützt sich später auf das Tectum synoticum resp. das Supraoccipitale.

Das Frontale entsteht ebenfalls lateral (Fig. 393). Mit seinem hinteren Abschnitt bildet es sich über dem oberen Rande des Sphenolateralknorpels, mit seinem vorderen Abschnitt legt es sich auf den Processus tectalis und das Dach der Nasenkapsel. Es ist somit sehr ausgedehnt. Von dem hinteren breiten Abschnitt ist der äußere Rand als sog. Proc. orbitalis ventralwärts abgebogen und hilft so die mediale Wand der Orbito-temporalhöhle bilden.

Das Nasale bildet sich als Belegknochen auf dem Dach des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel.

Das Squamosum (Fig. 393) erscheint als Deckknochen vorn und seitlich in der Oticalregion. Sein unterer Rand stützt sich auf den Vorsprung, der an der Ohrkapsel durch den äußeren Bogengang bewirkt wird, der aufsteigende Vorderrand liegt dem oberen Rande des hinteren Abschnittes der Sphenolateralplatte an. Es erreicht eine ziemlich beträchtliche Ausdehnung und gewinnt mit seinem oberen Abschnitt auch Anteil an der direkten Begrenzung des Cavum cranii. Die vordere Ecke seines unteren Randes, die außen vom proximalen Ende des Palatoquadratums liegt, bildet eine Gelenkfläche für den lateralen Gelenkhöcker dieses Endes aus.

Bei Tinnunculus wird der Articularfortsatz des Squamosums außen durch den Knorpel des Occipitalflügels überwachsen.

Das Praefrontale (Lacrimale Autt.) entsteht als Deckknochen am vorderen Rande der Orbita (Fig. 393). Mit seinem medialen Rande legt es sich dem hinteren Teil des Ethmoidalskelettes an. Ein supraorbitaler Abschnitt bedeckt den vorderen Teil des Augapfels. Die Homologie dieses Knochens mit dem Praefrontale der Reptilien ist kaum zu bezweifeln.

Das Zygomaticum entsteht bei Gallus als Verknöcherung in der bindegewebigen Jochbogenanlage zwischen Quadratojugale und Maxillare. Bei Tinnunculus fehlt es.

Das Parasphenoid der Vögel zeigt die sehr wichtige und interessante Besonderheit, daß seine Anlage eine 3-fache ist. Der vordere unpaare Teil (Rostrum parasphenoidei) entsteht unter dem ventralen Rande des Septum interorbitale vor der Hypophysengrube; die beiden lateralen Querschenkel entstehen als Ossa basitemporalia Autt. selbständig am Ventralumfang der Basalplatte und der Ohrkapsel, vor der Pars cochlearis capsulae auditivae jeder Seite. Später verwachsen alle 3 Teile miteinander. Der Rostrumabschnitt wächst nach hinten, schließt als breite Platte die Hypophysengrube von unten (vorübergehende Durchbohrung durch den Hypophysenstiel) und wuchert auch an den Wänden der Hypophysengrube in die Höhe. Von dem Parasphenoid geht die Verknöcherung des Basisphenoids aus, so daß es in späteren Stadien untrennbar mit den Ersatzknochen der Schädelbasis verbunden ist.

Der Vomer entsteht paarig am unteren Rande des Septum nasi, wird aber dann bald durch Verschmelzung beider Hälften unpaar. Er bleibt bei Tinnunculus zeitlebens selbständig, d. h. er verschmilzt nicht mit anderen Knochen.

Das Praemaxillare entsteht als paarige Verknöcherung am Pränasalknorpel (Fig. 393). Die beiderseitigen Knochen verschmelzen bald und bilden hauptsächlich den Oberschnabel. Beiderseits verwachsen bei Tinnunculus die Vorderenden der Palatina mit dem Zwischenkiefer. Auch mit dem Ethmoidalskelett tritt bei Tinnunculus Verwachsung ein.

Das Maxillare entsteht ventral vom Vorhofsteil der Nasenkapsel über der Mundschleimhaut (Fig. 393). Der Körperabschnitt bleibt sehr klein und entsendet einen Proc. palatinus und einen Proc. zygomaticus. Der Proc. palatinus verwächst bei Tinnunculus später mit der verknöcherten unteren Nasenkapselwand und an seinem Innenrand mit dem entsprechenden Fortsatz des anderseitigen Knochens. Auch das Nasale verwächst mit dem Maxillare.

Zu den inkonstanten Elementen gehören zunächst Verknöcherungen, die im membranösen Teil des Gehörganges auftreten, in wechselnder Zahl und Lage entweder selbständig bleiben oder später mit benachbarten Ersatzknochen verschmelzen (GADOW). Sie wurden für Reste eines Anulus tympanicus gehalten, eine Vorstellung, der GADOW wohl mit Recht entgegentritt. — Ferner bildet sich bei vielen Vögeln ein als Siphonium bezeichnetes Knöchelchen, in der Umgebung des Ganges, der die Luft aus dem Cavum tympani in den Unterkiefer leitet.

Das Palatoquadratum verknöchert als Os quadratum. Von den Knochen des Pterygopalatinbogens bewahrt nur das Pterygoid noch eine Andeutung davon, daß es ursprünglich als Deckknochen der Pars palatina Palatoquadrati entstand, das Palatinum hat infolge der Reduktion dieser Pars palatina jede Beziehung zu knorpeligen Teilen verloren. Das Quadratojugale zeigt ebenfalls die Natur eines Deckknochens am Palatoquadratum nur noch angedeutet.

Das Pterygoideum bildet sich am Dach der Mundhöhle; von dem Proc. orbitalis des Palatoquadratum, der dorsal von ihm in etwa gleicher Richtung zieht, bleibt es durch einen größeren Zwischenraum getrennt. Sein hinteres Ende erreicht das Quadratum, und zwischen beiden Skelettstücken bildet sich eine Gelenkverbindung aus. Das vordere Ende tritt in Verbindung mit dem Palatinum und kommt auch dem Rostrum des Parasphenoids sehr nahe. Die Gleitverbindung des Pterygopalatinbogens mit dem Rostrum wird aber bei Tinnunculus ausschließlich durch das Palatinum hergestellt. Das Pterygoid bleibt zeitlebens selbständig und erlangt bei vielen Vögeln eine Gelenkverbindung an einem Proc. basipterygoideus der Schädelbasis. Ueber Form und Lage dieser Verbindung s. GADOW.

Das Palatinum entsteht ohne jede Beziehung zu knorpeligen Teilen am Dach der Mundhöhle unter der Schleimhaut. Mit dem medialen Rande seines hinteren verbreiterten Abschnittes nähert es sich im Laufe der Entwickelung dem Rostrum des Parasphenoids und geht mit diesem eine Gleitverbindung ein, außerdem verbindet sich das hintere Ende mit dem Pterygoid, doch ohne mit ihm zu verschmelzen. Der vordere schmale Teil wächst weit nach vorn hin aus und verwächst ventral von dem Vorhofsteil der Nasenkapsel mit dem Praemaxillare.

Das Quadratojugale entsteht nach SUSCHKIN als Verknöcherung in dem schon vorher in bindegewebigem Zustand erkennbaren Jochbogen. Die Verknöcherung beginnt am hinteren Ende; zwischen dem letzteren und dem Quadratum bildet sich eine Artikulation aus, für die das Quadratojugale den Gelenkkopf liefert.

Knochen im Gebiete des Unterkiefers und des Hyobranchialskelettes.

Der MECKEL'sche Knorpel läßt durch Ossifikation seines proximalen Endes das Articulare entstehen, während in dem distalen Ende ein selbständiges Mentomandibulare auftritt. Von beiden geht bei Tinnunculus der Ersatz des gesamten MECKEL'schen Knorpels durch Knochen vor sich. Beide Ersatzknochen bleiben aber nicht selbständig, sondern vereinen sich mit den schon früher aufgetretenen Deckknochen. Als solche entstehen bei Tinnunculus: Dentale, Angulare, Supraangulare, Operculare (Praeoperculare?), Complementare (Fig. 395). Sie alle büßen ihre Selbständigkeit ein und verschmelzen untereinander und mit den Ersatzknochen. Beide Dentalia vereinen sich durch Verknöcherung der Symphyse.

Die Deckknochen sind schon beim Ausschlüpfen des Vogels fertig gebildet, die Ersatzknochen treten dagegen erst einige Zeit danach auf. Auch die Verschmelzung beider Unterkieferhälften erfolgt erst nach dem Ausschlüpfen; die Angabe, daß das Dentale von vornherein unpaar auftritt, hat also für Tinnunculus (und auch für Gallus) keine Giltigkeit. Das Supraangulare bildet ein Foramen für den dritten Trigeminusast. Den als Complementare bezeichneten Deckknochen findet SUSCHKIN am inneren Umfang des Unterkiefers, in dem Winkel, den der MECKELsche Knorpel mit seinem Proc. angularis internus bildet. Beim Hühnchen findet der Knochen durch PARKER keine Erwähnung, auch das TONKOFF'sche Modell zeigt ihn nicht. Eine sog. mandibulare Fontanelle zwischen den Deckknochen in der hinteren Hälfte des Unterkiefers bleibt bei Tinnunculus wie auch bei vielen anderen Vögeln bestehen (s. MAGNUS).

In der Kapsel des Kiefergelenks bilden sich bei einigen Familien (Krähen u. a.) zwei kleine Ossifikationen (Magnus).

Als zum Zungenbeinbogen gehörig wurde oben zunächst die Columella auris geschildert. Diese ist bei Tinnunculus noch beim Ausschlüpfen aus dem Ei knorpelig; bald darauf verknöchert ihre innere Hälfte, als Stapes. Die Verknöcherung beginnt von dem dünnen Stiel aus und setzt sich auf die Fußplatte fort. Die laterale Hälfte mit den verschiedenen Fortsätzen bleibt knorpelig und führt beim erwachsenen Vogel die Bezeichnung Extracolumella. Längere Zeit nach dem Ausschlüpfen verknöchern auch die Keratohyalia. Beide Centra, anfangs selbständig lateral auftretend, verschmelzen zu einem unpaaren Knochenstück, von dem nur die vordere in die Zunge einragende Spitze knorpelig bleibt. Es bildet das Os entoglossum des erwachsenen Vogels, dessen mediane Durchbohrung noch (bei Tinnunculus und vielen anderen Vögeln) die Genese aus zwei verschmolzenen Hälften andeutet.

Das Keratobranchiale und das Epibranchiale jeder Seite verknöchern selbständig, von der Mitte ihrer Länge aus, das obere Viertel des Epibranchiale bleibt bei Tinnunculus zeitlebens knorpelig.

Beide Copulae verknöchern bei Tinnunculus selbständig und verwachsen schließlich untereinander. Das hintere Viertel der zweiten Kopula bleibt zeitlebens knorpelig. Die Verwachsung der Copulae unterbleibt bei vielen Vögeln.

Säuger.

Arbeiten, die sich mit der Entwickelung des Säuger- und Menschenschädels beschäftigen, liegen in großer Menge vor. Zusammenhängende Darstellungen von der Entstehung des Gesamtschädels gaben vor allen Kölliker (1850, 1879), Dursy (1869), Parker (1874, 1885), Hannover (1880); wesentlich das Primordialcranium behandeln Jacobson (1842), Spöndli (1846), Decker (1883), Jacoby (1895), Levi (1900), Fischer (1901 u. 1903); von Abhandlungen, die hauptsächlich die Schädelknochen betreffen, sind die auf den Menschen bezüglichen von J. F. Meckel, Rambaud u. Renault sowie von Toldt in erster Linie zu nennen. Dazu kommt eine sehr große Anzahl von Arbeiten, die sich mit bestimmten Abschnitten des Schädels oder mit einzelnen Knochen befassen, darunter viele, die nur gelegentliche Beobachtungen über abnorme Befunde an Knochen mitteilen und entwickelungsgeschichtliche Betrachtungen daran knüpfen. Sie sind in den speciellen Abschnitten wenigstens teilweise erwähnt — Vollständigkeit war dabei nicht beabsichtigt. Speziell für den Menschen liegen zusammenfassende Darstellungen, vielfach durch eigene Beobachtungen ergänzt, auch in Lehr- und Handbüchern vor (J. F. Meckel, Sappey, Graf Spee, Le Double u. A.); für die Verhältnisse des ausgebildeten Säugerschädels s. besonders M. Weber.

I. Primordialcranium.

Neurales Primordialcranium.

Die Verknorpelung des Primordialcraniums beginnt nach Kölliker beim Kaninchen am 14. und 15. Tage des Fötallebens; am 16. Tage ist der Knorpelschädel bereits fast ganz angelegt. Die Knorpelbildung beginnt an der gesamten Schädelbasis und den unteren Seitenteilen des Schädels, ferner im Septum nasi wie in den Seitenteilen der Ethmoidalgegend gleichzeitig; das Chondrocranium entsteht hier auf einmal und wie aus einem Guß. Doch kann der einmal gebildete Knorpelschädel noch wachsen. Jacoby (1895) führt die Gleichzeitigkeit der Verknorpelung darauf zurück, daß das Kaninchen zur Zeit der Entwickelung seines Primordialcraniums, d. i. in der Mitte seines

intrauterinen Lebens, im allgemeinen eine sehr rasche und gedrängte Entwickelung erkennen läßt. Beim Menschen beginnt die Verknorpelung des Schädels im zweiten Monat; in der ersten Hälfte des dritten Monats ist die Stufe der höchsten Ausbildung des Chondrocraniums erreicht, von da an wächst der Schädel gleichmäßig (Levi). Es treten verschiedene Knorpelkerne zu verschiedenen Zeiten auf und vergrößern sich mit verschiedener Geschwindigkeit.

Die Knorpelbildung nimmt in der Umgebung des vorderen Abschnittes der Chorda dorsalis ihren Anfang und führt hier zur Entstehung der Basalplatte, die die Grundlage der Schädelbasis bis zur Hypophysengrube darstellt. Von Froriep ist an Wiederkäuerembryonen (Schaf und Rind) gezeigt worden, daß ihr hinterer, occipitaler, Anteil durch Einschmelzung von 4 Wirbeläquivalenten entsteht. Nur das letzte dieser Wirbeläquivalente gestaltet sich zu einer in allen Charakteren wohlentwickelten Wirbelanlage, die im ganzen Verlauf der Entwickelung bis zur Herstellung des definitiven Zustandes mehr oder weniger deutlich von dem kranialwärts sich anschließenden Gebiet zu unterscheiden ist. In letzterem ist die Zusammensetzung aus einzelnen Wirbeln schon in der ersten Anlage nur spurweise angedeutet: das unmittelbar perichordal gelegene Gewebe ist gleichmäßig verdichtet, geht aber lateral in besondere verdichtete Streifen zwischen den Myotomen über, die gewissermaßen Reste primitiver Wirbelbogen bilden. Es sind 3 solcher Bogen vorhanden: zwischen den 3 vordersten metotischen Myotomen und vor dem ersten derselben. Auf der Grenze zwischen 3. und 4. metotischem Myotom liegt der Bogen des hintersten Occipitalwirbels. Zu den Myotomen treten 3 spino-occipitale Nerven (Hypoglossuswurzeln), von denen jedoch nur die 2 hintersten auch Reste der dorsalen Wurzeln besitzen.

Die Entwickelung des hintersten Occipitalwirbels der Wiederkäuer vollzieht sich analog der der Halswirbel. Im primitiven Zustand der embryonalen Wirbelsäule besteht seine Anlage aus einer verdichteten Gewebsplatte, die axial an der Chordascheide befestigt ist und lateral zwischen das 3. und 4. metotische Myotom eingreift. Durch Schwund des perichordalen Teiles verliert der Bogen seine Befestigung an der Chordascheide, und der unmittelbar kaudal davon sich bildende Körperknorpel fließt sofort mit dem Knorpelgewebe zusammen, das im Körpergebiet des vorderen ungegliederten Occipitalteils entsteht. Beide von der Chorda abgetrennte Bogenteile werden, wie an den Halswirbeln, vorübergehend durch eine hypochordale Gewebsspange untereinander verbunden. Etwas später werden auch die Bogenmassen in Knorpel umgewandelt, zuerst die des hintersten Occipitalwirbels, dann auch die des ungegliederten Abschnittes, und Körper- und Bogenmasse der Occipitalregion fließen zu einer umfangreichen Knorpeleinheit zusammen, an der nur die Hypoglossuskanäle die ursprüngliche Gliederung andeuten. Im Sinne Fürbringers sind die 3 ersten occipitalen Myotome als a, b, c zu bezeichnen; die hintere Schädelgrenze der Säuger liegt an gleicher Stelle wie die der anderen Amnioten (s. die Tabelle auf S. 598). Bei der Ratte liegen die Dinge etwas anders als beim Rind: der hinterste Occipitalwirbel besteht nur aus einem ventral von der Chorda geschlossenen Bogenpaar; ein Körperabschnitt wird in den Schädel nicht einbezogen (Weiss). Auch beim Menschen sind embryonal 3 Hypoglossuswurzeln vorhanden, von denen später die beiden kleineren kranialen zu einer einzigen verschmelzen (Levi). Das Foramen Hypoglossi findet Jacoby bereits im Chondrocranium des Embryo von 30 mm Scheitelsteißlänge einheitlich.

Die Seitenteile der Occipitalregion sind bei Säugern nicht mehr steil aufgerichtet, sondern nach hinten hin basalwärts niedergelegt, am stärksten und vollkommensten beim Menschen. Zwischen ihnen und den Ohrkapseln bleibt jederseits das For. jugulare, für die Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe und die V. jugularis. Hinter dem Foramen verbindet sich der Occipitalpfeiler mit dem kaudalen

Umfang der Ohrkapsel und geht zugleich in eine breite Knorpelplatte über, die das Foramen occipitale magnum dorsal resp. hinten abschließt, jederseits auch mit den Ohrkapseln zusammenhängt und unschwer als dem Tectum synoticum der niederen Vertebraten entsprechend zu erkennen ist. Beachtung verdient ihre Lage: bei den meisten Säugern steht sie vertikal, eine Fläche nach hinten, die andere nach vorn kehrend, beim Menschen ist sie noch weiter basalwärts umgelegt und kehrt die Fläche, die früher dorsalwärts blickte, ventralwärts. In der starken Verbreiterung dieser Platte und in ihrer Stellungsänderung ist zunächst der Einfluß der Volumszunahme des Gehirns zu erkennen, beim Menschen kommt noch die basale Lagerung der Condyli occipitales, die Umstellung der Ebene des Foramen occipitale magnum, hinzu, eine Erscheinung, die mit dem aufrechten Gang in Zusammenhang zu bringen ist.

Das Tectum synoticum, das wohl mit mehr Recht der Oticalregion zuzuzählen ist, entwickelt sich beim Menschen, wie Bolk, zum Teil in Bestätigung von Angaben von Bessel Hagen, gezeigt hat, in eigentümlicher Weise. Zuerst entsteht, wie es scheint durch selbständige Verknorpelung, eine quergelagerte schmale Deckenspange, die sich beiderseits mit der Ohrkapsel, resp. der sog. Parietalplatte in Verbindung setzt. Sie hat mit der Umrandung des For. occipitale magnum nichts zu thun, sondern liegt erheblich weiter dorsal resp. vorn. An ihren hinteren Rand schließt sich die Membrana spinoso-occipitalis an, die lateral an den Ohrkapseln und den Seitenteilen der Occipitalregion haftet und sich kaudalwärts in die Membran fortsetzt, die um diese Zeit noch die Wirbelbogenhälften untereinander verbindet und so den dorsalen Abschluß des Wirbelkanals bildet. Die dorsale Umrandung des For. occipitale magnum kommt so zu stande, daß in diese Membran hinein von dem kaudalen Umfang der Ohrkapseln und den Occipitalpfeilern aus Knorpelplatten vorwachsen und sich schließlich in der Medianlinie bis auf eine von hinten her einspringende Incisura occipitalis posterior vereinigen. Die so gebildete breite Brücke bleibt von der erstentstandenen Spange durch eine membranös geschlossene Lücke getrennt, in deren Verschlußgewebe vorübergehend ein paariger Knorpelkern auftritt. Dagegen verknöchert später dieses Gewebe (s. Supraoccipitale). Auch vor der primären Deckenspange tritt noch ein bald wieder verschwindender Knorpelkern auf. — Das Tectum entwickelt sich somit beim Menschen nicht als einheitliche Bildung, sondern aus mehreren Stücken und wird auch nicht in ganzer Ausdehnung knorpelig. Beide Erscheinungen lassen sich, wie auch Bolk meint, mit der starken Entwickelung des Gehirnes in Zusammenhang bringen. Letztere bedingt eine starke Verbreiterung der Schädelhöhle und die Niederlegung der Ohrkapseln. Aber während an anderen Teilen des Schädels, z. B. an den vorderen Teilen der Decke oder an der orbitotemporalen Schädelseitenwand das Chondrocranium unter dem andrängenden Gehirn überhaupt schwindet, erhält sich das Tectum synoticum auch bei den Säugern und erfährt sogar durch die neue ihm erwachsende Aufgabe den Antrieb zu verstärkter Entwickelung, indem es die laterale Begrenzung des Cavum cranii mitübernehmen hilft. So erweist es sich bei den Säugern als ein progredienter Abschnitt des Chondrocraniums (Gaupp 1900). Die Entwickelungsvorgänge beim Menschen können dann dahin gedeutet werden, daß dieser progredienten Entwickelungsfähigkeit auch Grenzen gesteckt sind: das Tectum kommt nicht mehr zur völligen Verknorpelung. Um seine etappenweise erfolgende Ausbildung ganz zu verstehen, wäre es nötig, die Wachstumsverhältnisse in der hinteren Schädelgegend genauer festzustellen.

Atlanto-occipitalgelenke. An der Bildung der Atlanto-occipitalgelenke beteiligen sich beim Rind von dem hintersten Occipitalwirbel sowohl die sehr breite Körpermasse wie die Bogenmassen, vom 1. Halswirbel dagegen nur die Bögen (Froriep). Eine interessante Beobachtung macht E. Fischer (1901): bei Maulwurfembryonen besteht nur eine einzige Gelenkspalte, in die die ganze hufeisenförmig den vorderen Umfang des Hinterhauptsloches umsäumende Randzone der Basalplatte blickt. Wie hieraus der definitive Zustand hervorgeht, wurde noch nicht beobachtet, auch darüber, in welchem Umfange andere Säuger Aehnliches zeigen, ist noch nichts bekannt. Für Echidna kann ich Fischer's Beobachtung bestätigen.

Die erwähnte Thatsache bestätigt die von mir schon früher bestimmt ausgesprochene Auffassung, daß zwischen dem monocondylen Typus der Sauropsiden und dem dicondylen der Mammalia eine unüberbrückbare Kluft nicht besteht. Schon die Uebereinstimmung des Grundplanes in der Bildung der kranio-vertebralen Verbindung bei allen Amnioten ist so groß (Dens epistrophei, Lig. apicis!), daß dagegen die Differenz, die in dem einfachen oder doppelten Condylus liegt, zurücktritt. FISCHER's Befund läßt nun auch diese Differenz als noch weniger wichtig erscheinen. Auch die Paläontologie (OSBORN) ist zu dem Schluß gekommen, daß der monocondyle Sauropsiden- und der dicondyle Säugertypus nicht unvermittelt bestehen, sondern gemeinsame Ausgangsformen (dreiteiliger Condylus) haben. Damit befestigt sich die Auffassung, daß die hintere Schädelgrenze bei allen Amnioten an gleicher Stelle liegt, und der Säugerschädel entfernt sich weiter von dem Amphibienschädel, mit dem man ihn auf Grund der doppelten Hinterhauptscondyli zusammengestellt hat.

Der vordere (Otical-)Abschnitt der Basalplatte verknorpelt, nach LEVI, beim Menschen selbständig; auch ein Befund FRORIEP's (1882) beim menschlichen Embryo spricht dafür. Doch erfolgt eine völlige Verschmelzung beider Abschnitte zu einer durchaus einheitlichen knorpeligen Platte, die erst durch die später erfolgende Ossifikation wieder in 2 Teile (Basioccipitale und Basisphenoid) zerlegt wird. Daß diese beiden neuen Teile den beiden ursprünglichen, genetisch selbständigen entsprechen, daß somit der Basalteil des späteren Occipitale den ursprünglich gegliederten Schädelabschnitt repräsentiert, ist bisher durch keine Beobachtung belegt. Der vordere Rand der Basalplatte erhebt sich als Dorsum sellae dorsal von dem vordersten Ende der Chorda dorsalis. Ein For. n. abducentis besteht in der Basalplatte nicht, der Nerv läuft dorsal von der letzteren nach vorn zur Fissura orbitalis superior. (Bei Semnopithecus fand FISCHER eine Andeutung eines For. n. abducentis.)

Chorda dorsalis. Basalplatte. Was die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Basalplatte anlangt, so sind dieselben für das Kaninchen durch MIHALKOVICS und PAULISCH, für den Menschen durch H. MÜLLER, DURSY, KÖLLIKER, FRORIEP genau bekannt geworden; bei MÜLLER, KÖLLIKER, sowie bei einigen anderen Autoren (NEUNER u. a.) finden sich auch Angaben über einige andere Säuger.

Beim Kaninchen umkreist der Schilderung von MIHALKOVICS zufolge nach Eintritt der Kopfbeuge (Embryo von 5 mm) die Chorda das blinde Ende des Kopfdarmes und endet unterhalb des hinteren Abschnittes der Vorderhirnbasis an der oberen Abgangsstelle der Rachenhaut. Sie ist bis nach vorn hin in embryonales Bindegewebe eingebettet, das besonders oberhalb der Chordakrümmung zu einer in dem Winkel zwischen Hinter-, Mittel- und Vorderhirn eingekeilten Masse (Mittelhirnpolster) angehäuft ist. Vor der Abgangsstelle der Rachenhaut berührt um diese Zeit das Vorderhirnbläschen beinahe das Ektoderm, nur spärliche verstreute spindelförmige Zellen finden sich zwischen ihnen, die später zur Anlage der Hirnhäute und des prächordalen Schädelteiles werden. An der Stelle des Ektoderms, an die sich das vordere Chordaende anlegt, bildet sich dann die Hypophysis (RATHKE'sche Tasche), und im Anschluß daran wächst zwischen das Chordaende und die letztere embryonales Bindegewebe ein und löst den Zusammenhang zwischen beiden. Zwei weitere Veränderungen folgen während der Abschnürung des Hypophysensäckchens. Das vordere Ende der Chorda krümmt sich S-förmig, und es bildet sich eine Chordascheide aus. Die Krümmung hängt zusammen mit dem Ausgleich der Kopfbeuge: mit dem prächordalen Kopfteil krümmt sich auch das vorderste Chordaende nach aufwärts. Dabei zieht es sich zu einer feinen Spitze aus und atrophiert gänzlich, und die Chorda endet jetzt abgerundet, in die häutige Schädelbasis eingebettet, an der hinteren Wand der Hypophysentasche. Nunmehr erfolgt die Verknorpelung des perichordalen embryonalen Bindegewebes; es bildet sich die Basalplatte (Basis des chordalen Schädelteiles), und zwar beim Kaninchen in der Art, daß in einem kleinen hinteren Bezirk die Chorda allseitig von Knorpel umgeben wird, in dem größeren mittleren Abschnitt nur dorsal und lateral, und in dem vordersten Gebiet wieder allseitig. Die Chorda tritt also in die Basalplatte nahe dem dorsalen Umfang derselben ein, steigt im Knorpel ventralwärts, dann aus demselben heraus und läuft an seiner Ventralfläche weiter nach vorn, erhebt sich dann aufs neue in den vorderen Teil der Basalplatte, durchsetzt diesen in S-förmiger Krümmung und endet im Knorpel der Sattellehne nahe dem vorderen Perichondrium. Diese letztere, die

definitive Sattellehne, entsteht durch Verknorpelung der Basis des Mittelhirnpolsters; der größere Teil des genannten Polsters bildet sich zurück zu einem die A. basilaris einhüllenden Bindegewebsfortsatz. (Beim Embryo von Macacus cynomolgus fand Fischer, daß die obere Randpartie des Dorsum sellae selbständig verknorpelt und eine Zeit lang von dem Rest des Dorsum getrennt bleibt.) Weiterhin verdickt sich die Chorda durch Aufhellung und Vergrößerung ihrer Zellen an der Stelle der Biegung innerhalb des vorderen Teiles der Basalplatte zu einer quergestellten Scheibe, die der Stelle der späteren Synchondrosis spheno-occipitalis entspricht. Manchmal ist noch eine zweite, weiter vorn gelegene Scheibe vorhanden, von unbekannter Bedeutung. Der Abschnitt der Schädelchorda, der an der Ventralfläche der Basalplatte verläuft, geht bei der Verknöcherung des Basioccipitale zu Grunde; der vordere Teil erhält sich aber noch lange, weil sich der basisphenoidale Knochenkern vor dem vorderen Chordaende anlegt. — Bei manchen Säugern ent-

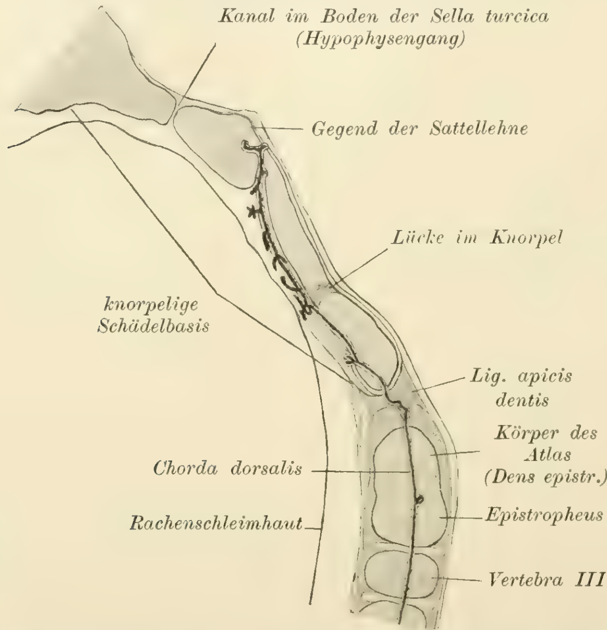


Fig. 396. Medianschnitt durch das vorderste Ende der Wirbelsäule und den hinteren Teil der Schädelbasis eines 1,75 cm langen menschlichen Embryo, ungefähr aus der Mitte des 2. Monats. Kombination aus 4 Sagittalschnitten. Vergr. 16:1. Nach Froriep.

wickelt sich vorn, von dem Umbiegungsscheitel der Kopfchorda aus, ein rostralwärts vorspringender Chordaknopf (Kaninchen, Meerschweinchen, Keibel). Er geht meist wieder zu Grunde, bei Ovis aries verknorpelt er und wird so in die knorpelige Basalplatte eingeschlossen (Saint-Remy). — Beim Menschen liegt nach Froriep von der Mitte des zweiten Monats an, also bald nach der Verknorpelung der Basalplatte, die Schädelchorda nur mit ihrem hinteren und vorderen Drittel in der Platte selbst, mit dem mittleren Drittel aber am ventralen Umfang derselben im retropharyngealen Bindegewebe. Beim Uebertritt aus dem Zahn des Epistropheus in die Schädelbasis macht sie eine Krümmung, die entsprechend der Nackenkrümmung in den einzelnen Stadien verschieden ist; die ventralwärts konvexe Krümmung, durch die sie aus der Schädelbasis herausgelangt, entspricht der Brückenkrümmung, die am Schädel selbst nicht ausgeprägt ist. Der hypobasal gelegene Chordaabschnitt ist beim Menschen ausgezeichnet durch Anschwellungen, die mit den Abschnürungen in der Wirbelsäule nicht einfach zusammengestellt werden dürfen, auch keine Auskunft über die ursprüngliche Gliederung der Platte geben, sondern als Rückbildungserscheinungen zu deuten sind. Dieser Abschnitt geht am frühesten zu Grunde. Das hintere Drittel erfährt im Laufe der Entwickelung eine Verlagerung bis auf die Dorsalseite der Platte und geht bei der Bildung des Basioccipitale zu Grunde. Das

vordere Drittel steigt auf jüngeren Stadien von der Ventralfläche her in dem vordersten Abschnitt der Basalplatte auf und endet in der Wurzel des Dorsum sellae, in kurzer Entfernung hinter dem Perichondrium der Fossa hypophyseos. Auch dieser vorderste Abschnitt bleibt länger erhalten als der mittlere. — Aus diesen Schilderungen, mit denen andere übereinstimmen, geht hervor, daß wenigstens bei Kaninchen und Mensch das vordere Chordaende nicht der späteren Synchondrosis spheno-occipitalis entspricht, sondern in dem Gebiet der Basalplatte liegt, das später vom Basisphenoid occupiert wird. —

Eine Lückenbildung im oticalen Teil der Basalplatte, die an die Fenestra basicranialis posterior der Reptilien erinnert, ist von Weiss bei Embryonen der Ratte, von Fischer bei einem solchen von Semnopithecus beschrieben worden.

Analog dem Mittelhirnpolster findet sich bei Säugerembryonen auch unter dem Nachhirn eine Verdickung des subcerebralen Bindegewebes (hinterer Schädelbalken, Kölliker; Nachhirnpolster, mihi), die später zur Bildung der Hirnhäute aufgebraucht wird. An der Herstellung des Schädels hat sie keinen Anteil.

Die Ohrkapseln verknorpeln beim Menschen selbständig (Levi). Jede Kapsel läßt beim Menschen frühzeitig 2 Teile unterscheiden: ein oberer bildet sich in der Umgebung des Vestibulums und der Bogengänge, ein unterer (cochlearer) in der Umgebung der Schnecke. Der obere Teil verknorpelt zuerst; die Schneckenkapsel verharrt länger in bindegewebigem Zustand, entsprechend der Thatsache, daß auch der häutige Ductus cochlearis sich zuletzt ausbildet. Nachdem auch das Gewebe, das den letzteren umschließt, in Knorpel übergeführt, und so die Pars cochlearis gebildet ist, verschmilzt die letztere innig mit der bereits knorpeligen Basalplatte, und zwar mit dem vorderen Teil derselben. Die vordere Kuppel der Pars cochlearis kommt sogar noch an die Seite des hintersten Teiles der Sattelgrube zu liegen und verbindet sich in einer bei den verschiedenen Säugern verschiedenen Weise mit dem Knorpel an der Basis der Orbito-temporalregion (s. Orbito-temporalregion). Die Längsachse der gesamten Ohrkapsel ist von hinten und außen nach vorn und innen gerichtet, also gerade entgegengesetzt wie bei niederen Vertebraten. Das Verständnis für diese Erscheinung wird erleichtert durch die Lage des For. n. facialis: dasselbe befindet sich nicht mehr basal, zwischen Basalplatte und Ohrkapsel, sondern am oberen Rande der letzteren, auf der Grenze zwischen der Pars vestibularis und der P. cochlearis (Fig. 397 u. 399). Die Deutung kann nur dabei lauten, daß die P. cochlearis aus den Gewebsmassen gebildet ist, die bei niederen Vertebraten (z. B. Amphibien) noch den vordersten lateralen Abschnitt der soliden Basalplatte bilden. In diese Gewebsmassen hinein hat sich, im Laufe der Phylogenese, der Ductus cochlearis (unterhalb des For. faciale) immer mehr vorgeschoben, so daß sie nun zum Aufbau der Ohrkapsel Verwendung finden. Das Ganglion Trigemini, das die Lage der Incisura prootica bestimmt, liegt daher beim Säuger auch vor und über der vorderen Kuppel der Pars cochlearis. — Hinter dem For. n. facialis, am vorderen Teil der Pars vestibularis der Ohrkapsel, verknorpelt noch eine lateralwärts gesimsförmig vorspringende Leiste, Crista parotica (Proc. perioticus superior, Gradenigo). Sie bildet das Tegmen tympani. Endlich entsteht im Zusammenhang mit der dorsalen Kante des hinteren Ohrkapselabschnittes die sogen. Parietalplatte (Spöndli), eine breite, in der Seitenwand des Cavum cranii gelegene Knorpelplatte, die hinten kontinuierlich in das bereits geschilderte Tectum synoticum, vorn bei vielen Säugern (Echidna, Talpa, Erinaceus, Tatusia, Dasypus, Sus, Bos, Ovis) in die Commissura orbitoparietalis übergeht und durch die letztere mit der Ala orbitalis verbunden wird. Mit der Pars cochlearis hängt die Commissura orbitoparietalis nicht zusammen (s. Orbito-temporalregion).

Im Innern der Ohrkapsel bilden sich die 3 Septa semicircularia als dicke Knorpelmassen. Entsprechend dem S. semic. ant. dringt von der medialen Ohrkapselwand aus die Fossa subarcuata unter den vorderen Bogengang tief ein.

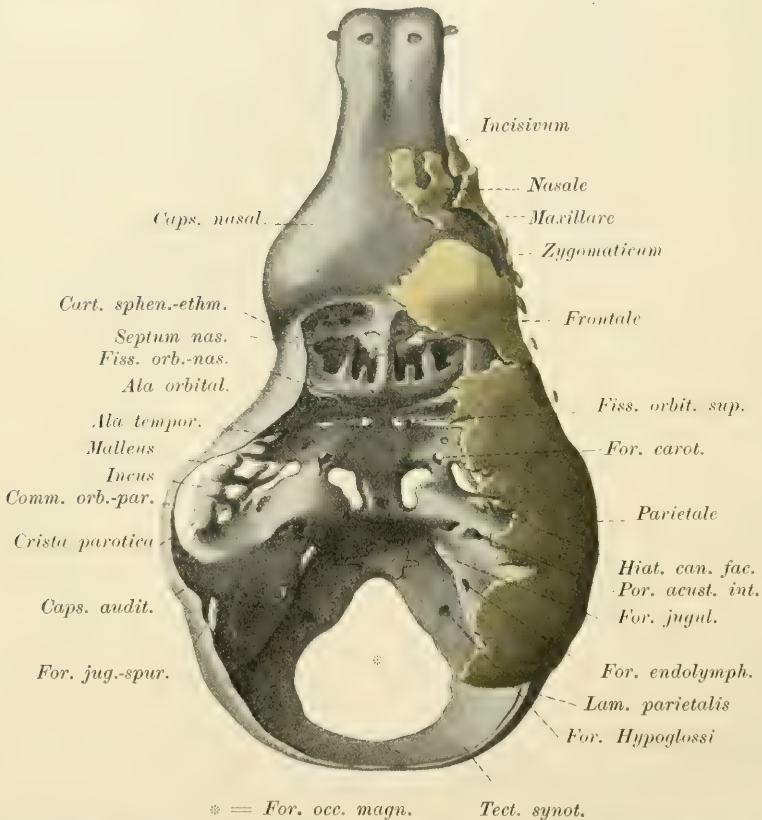


Fig. 397. Schädel eines Embryo von Talpa europaea (Scheitel-Steißlänge 27,3 mm, Rückenlänge von der Nase bis zur Schwanzwurzel 42,3 mm); auf der linken Seite sind die Deckknochen entfernt. Nach einem bei 30facher Vergr. hergestellten Plattenmodell. Dorsalansicht. Verhältnis der Abbildung zum Modell = 1:3. Nach E. Fischer.

Größe und Lage der Ohrkapsel. Eine Besonderheit der Ohrkapsel der Säuger ist in ihrer Kleinheit und basalen Lagerung gegeben. Die Kleinheit hängt mit der geringen Größe des häutigen Labyrinthes zusammen und hat ihrerseits wieder zur Folge, daß die Ohrkapsel nicht mehr ausreicht, um (wie etwa bei Amphibien) die laterale Begrenzung des Cavum cranii zu übernehmen, und von dem stark vergrößerten Gehirn überwachsen und basalwärts niedergelegt wird. Der Grad, in dem dies geschieht, ist verschieden bei den verschiedenen Säugern, besonders groß beim Menschen, wo noch als weiteres, eine Verlagerung bedingendes Moment die Umstellung der Ebene des For. occipitale magnum hinzukommt. Die laterale Ausdehnung des Gehirns über die Ohrkapsel hinaus erklärt es, daß beim Menschen der N. petrosus superficialis major (= R. palatinus n. facialis) innerhalb der Schädelhöhle verläuft.

Foramina der Ohrkapsel: For. endolymphaticum (Aq. vestibuli); mehrere Foramina acustica, und zwar mindestens zwei, ein F. a. anterius und ein F. a. posterius, von denen aber das F. anterius dorsal von dem F. posterius und hinter dem For. n. facialis gelagert ist; auf welchem Stadium beim Menschen die Zerlegung des For. ac. posterius in 3 Eintrittsgebiete (For. singulare, Area vesti-

bularis inferior, Tractus spiralis foraminulentus) erfolgt, bleibt noch festzustellen; Fenestra vestibuli; Fenestra cochleae und Aquaeductus cochleae, letztere beide nebeneinander an der Ventralfläche der Kapsel gelegen, von FISCHER bei Semnopithecus als aus nachträglicher Zerlegung einer anfangs einheitlichen Oeffnung entstehend nachgewiesen und somit wohl aus dem einheitlichen Foramen

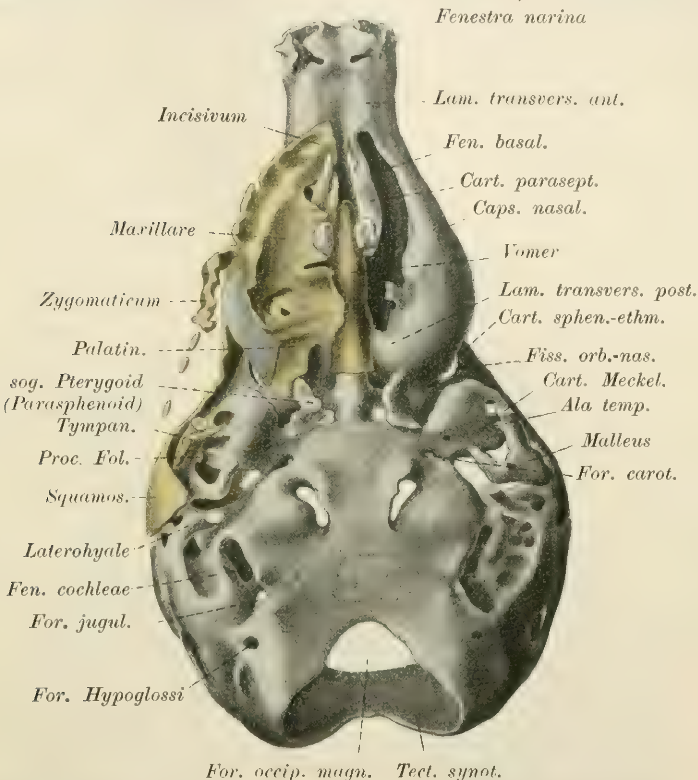


Fig. 398. Dasselbe Modell wie Fig. 397; Ventralansicht. MECKEL'scher Knorpel vor dem Hammer abgeschnitten.

perilymphaticum der Reptilien hervorgegangen. Im Gebiet der Fen. vestibuli und der primären Fen. cochleae bleibt das periotische Gewebe auf dem Stadium des Blastems stehen (s. auch Stapesentwickelung).

Foramen n. facialis. Der N. facialis tritt durch ein Foramen n. facialis, das am oberen Rande der Ohrkapsel gelegen ist, nach außen (Fig. 397, 399). Dorsalwärts wird dasselbe nur von einer sehr niedrigen Decke abgeschlossen, die z. B. beim Rind eine auch in transversaler Richtung nur schmale Spange darstellt, beim Menschen, Affen u. a. etwas breiter ist, so daß das Foramen zu einem kurzen Kanal wird. Das Orificium externum dieses Kanales findet sich manchmal (Talpa; Mensch in späteren Embryonalstadien) schon am Knorpelschädel durch eine Brücke in 2 Teile zerlegt, von denen der hintere den Stamm des Facialis, der vordere den N. petrosus superficialis major herausleitet. Der kurze Canalis facialis entspricht dem Facialiskanal niederer Vertebraten (bezüglich seiner abweichenden Lage s. o.); er bildet aber nur den Anfangsteil des definitiven Canalis facialis (s. Schläfenbein).

Parietalplatte. Angaben von LEVI zufolge erfährt die Parietalplatte beim Menschen im Laufe der Entwickelung von vorn her eine Reduktion. Ihr Schicksal bei Säugern bleibt noch genauer festzustellen.

Die Skelettbildung im prächordalen Abschnitt des Schädels schließt sich beim Menschen, wie aus LEVI's Angaben zu entnehmen ist, an die im chordalen an; selbständige Entstehung scheint nicht vorzuliegen. Zur Seite des Hypophysenstieles treten Vorknorpelmassen auf, die sich vor dem letzteren vereinigen, hier eine solide Anlage

bilden und sich rostralwärts in die des Septum nasi fortsetzen. Auch nach der Verknorpelung, die in kaudal-kranialer Richtung erfolgt, bleibt in dem Knorpelboden unterhalb der Hypophyse (d. h. dem Boden der späteren Sella turcica) eine Zeitlang eine von dem Rest des Hypophysenstieles durchsetzte Oeffnung (Fenestra hypophyseos) bestehen. Zur Seite des Bodens der Hypophysengrube entwickelt sich als Fortsatz desselben ein kurzer Stiel (Proc. alaris, Hannover), der

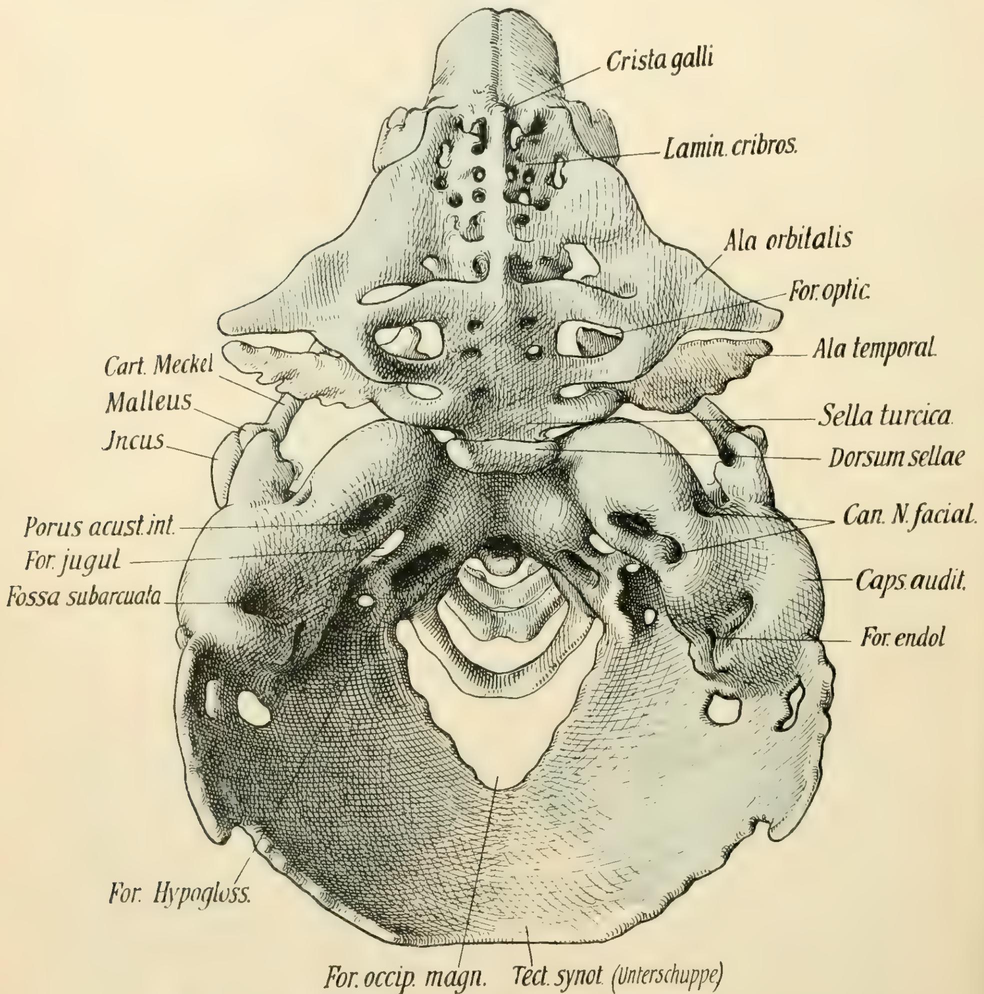


Fig. 399. Modell des Primordialcraniums eines menschlichen Embryos von 8 cm Steiß-Scheitellänge. (Nach der Ziegler'schen Kopie des im Institut von O. Hertwig in Berlin angefertigten Originalmodelles.) Die Deckknochen sind fortgelassen. Ersatzknochen weiß.

sich auf gewissen Stadien (Embryo von 30 mm Scheitelsteißlänge, nach Jacoby) durch eine Spange, die die A. carotis interna von außen umgiebt, mit der Spitze der Ohrkapsel in Verbindung setzt. So besteht dann hier lateral vom hinteren Teil der Sella turcica ein

Foramen caroticum für den Eintritt der A. carotis in den Schädelraum.

Die Spange, die das For. caroticum lateral begrenzt, ist beim Menschen nur vorübergehend vorhanden (in dem HERTWIG'schen Modell fehlt sie, Fig. 399). Ihr Schicksal, speciell ihre Beziehung zu der Lingula oss. sphen. bleibt noch festzustellen. Ein geschlossenes For. caroticum in der knorpeligen Schädelbasis ist noch bei vielen Säugern vorhanden (Echidna, Talpa [Fig. 397], Bos, Ovis). Daß das Vorhandensein eines For. caroticum den primitiveren Zustand darstellt, ist klar. Der Proc. alaris des Menschen erscheint als Fortsatz der Schädelbasis nur durch den Schwund der Knorpelbrücke, die das For. caroticum außen abschloß. Er gehört zu der medianen Knorpelmasse an der Basis der Orbito-temporalregion. Im Laufe der Entwickelung verbreitert er sich in der Richtung von vorn nach hinten. Manchmal (Bos, Talpa) findet sich hinter dem Foramen caroticum noch eine größere Lücke in dem Knorpel der Schädelbasis zwischen der Pars cochlearis der Ohrkapsel und der Sella turcica (Fig. 397). Die Bedeutung dieser Fissura basicochlearis, wie man sie nennen könnte, ist bisher unbekannt.

An das laterale Ende des Proc. alaris schließt sich die Anlage der Ala temporalis an, d. h. einer nicht sehr ausgedehnten schräg gestellten Platte, die beim Menschen und manchen anderen Säugern selbständig verknorpelt und somit zeitweise nur durch eine unverknorpelte Gewebszone mit dem Proc. alaris verbunden ist. Von der Ohrkapsel ist sie durch einen weiten Zwischenraum getrennt; auch dorsal und rostral schließt sie mit freiem Rande ab. An ihrer Basis bildet sich ein nach abwärts gerichteter Fortsatz: die laterale Lamelle des späteren Flügelfortsatzes des Keilbeins. Zwischen dem unteren Teil der Ala temporalis und der vorderen Ohrkapselkuppel tritt der dritte Trigeminusast aus dem Schädelraum, anfangs frei, später in einen Einschnitt am hinteren Rande der Ala temporalis eingeschlossen, der sich endlich zum Foramen ovale abschließt. In gleicher Weise entsteht das Foramen spinosum. Der erste und zweite Trigeminusast sowie die Augenmuskelnerven ziehen anfangs alle medial von der Ala temporalis nach vorn, um durch die weite Spalte zwischen der Ala temporalis und der Ala orbitalis (die Fissura orbitalis superior) auszutreten. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung wird der zweite Trigeminusast durch eine Knorpelbrücke von den übrigen abgetrennt: jene Knorpelbrücke bildet dann mit der Ala orbitalis das Foramen rotundum. Die Abtrennung des For. ovale und des For. rotundum erfolgt somit ontogenetisch sekundär und unterbleibt bei vielen Säugern ganz. An der Begrenzung des Cavum cerebrale cranii besitzt die Ala temporalis im Embryonalstadium keinen Anteil. Das Cavum erhält in der hinteren Orbito-temporalgegend seinen lateralen Abschluß durch eine verdichtete Bindegewebslage, innerhalb derer sich Knorpel nur in beschränktem Umfang bildet: 1) eine Taenia interclinoidea (Mensch, Affe), die von dem Proc. clinoideus posterior (des Dorsum sellae) zum Proc. clinoideus anterior (der Ala orbitalis) zieht und später in ihrer mittleren Partie beim Menschen wieder zu Grunde geht, und 2) eine Knorpelspange, die, das Foramen opticum von hinten begrenzend, von der basalen Knorpelmasse vor der Sella turcica entspringt und in die Ala orbitalis übergeht (Taenia metoptica, hintere Wurzel der Ala orbitalis). Dagegen springt die Ala temporalis von der Schädelbasis aus frei lateralwärts in das umgebende Gewebe vor und wird von der bindegewebigen Seitenwand des Cavum cranii durch einen größeren Zwischenraum getrennt. — Der vor der Sella turcica gelegene Basalknorpel der Orbito-temporalregion stellt beim Menschen und vielen Säugern einen ziemlich dicken soliden Balken dar, bei manchen Affen (Semnopithecus, Macacus) be-

sitzt er, wie E. Fischer gefunden hat, in seinem vorderen Abschnitt die Form eines typischen Septum interorbitale, d. h. einer dünnen medianen Knorpelplatte. Die Seitenwand dieser Gegend verknorpelt (und zwar beim Menschen selbständig, Levi) als Ala orbitalis, die bei den meisten Säugern steil aufgerichtet, von größerer Ausdehnung als die Ala temporalis ist und sich durch eine schmale Knorpelbrücke (Commissura orbito-parietalis) mit der Parietalplatte in Verbindung setzt (Fig. 397). Diese Brücke liegt am lateralen Umfang des Cavum cranii und bildet die dorsale Begrenzung einer großen Seitenwandfontanelle am Chondrocranium, die sich vorn bis zur Ala orbitalis, hinten bis zur Ohrkapsel ausdehnt: des For. spheno-parietale (Decker). Durch die hinter dem N. opticus entstehende Taenia metoptica erlangt die Ala orbitalis noch eine zweite Verbindung mit dem Basalknorpel vor der Sella turcica (hintere Wurzel der Ala orbitalis). Endlich verbindet sich die vordere laterale Ecke der Ala orbitalis durch eine kurze Knorpelbrücke (Cartilago spheno-ethmoidalis) mit dem Dach der Nasenkapsel. Unter dieser Brücke bleibt eine Spalte, Fissura orbito-nasalis, durch die der N. ophthalmicus aus der Orbita in das Gebiet der Fenestra olfactoria tritt (s. Ethmoidalregion).

Daß bei Säugern und dem Menschen keine deutlichen selbständigen Trabeculae auftreten, erklärte schon Kölliker; Levi bestätigt es für den Menschen. Die knorpelige Anlage der Schädelbasis im Gebiet der Sella turcica ist einheitlich, und nur der Hypophysenstiel bedingt eine Andeutung von 2 symmetrischen Hälften, die jedoch, worauf bisher nicht geachtet wurde, medial von den inneren Carotiden liegen, während die Trabekel der niederen Vertebraten die Carotiden von außen umfassen. Der Hypophysenkanal im Boden der Sella turcica kann selbst nach der Verknöcherung noch erhalten bleiben (s. Keilbein). Beim Schwein sollen nach Parker deutlich abgegrenzte Trabekel vorhanden sein.

Die basale Knorpelmasse vor der Sella turcica hat, auch wenn sie nicht als dünne Platte auftritt, die Bedeutung eines Septum interorbitale, der Säugerschädel ist tropibasisch wie der Sauropsidenschädel (Gaupp, Fischer). Die Ala orbitalis entspricht dem Planum supraseptale der Sauropsiden, die Commissura orbitoparietalis der Taenia marginalis. Bei den Primaten wird die Ala orbitalis durch das stark vergrößerte Gehirn aus der aufgerichteten Stellung in die horizontale Lage umgelegt, zugleich geht die erwähnte Kommissur und damit der dorsale Abschluß des For. spheno-parietale verloren. Als letzte Andeutung der Kommissur verlängert sich bei den Primaten die hintere laterale Ecke der Ala orbitalis zu einem nach hinten vorspringenden Fortsatz. Auch beim Menschen ist embryonal die Ala orbitalis größer als die Ala temporalis, bei vielen Säugern bleibt sie es zeitlebens. In dem Raum, der, wie erwähnt, die Ala temporalis embryonal von der bindegewebigen Schädelseitenwand trennt (Fig. 400), liegt das Trigeminusganglion, und außerdem treten in ihn die Nn. oculomotorius, trochlearis und abducens ein, nachdem sie jene bindegewebige Wand des Cavum cerebrale cranii durchsetzt haben. Aus diesen Lagebeziehungen wird es wahrscheinlich, daß die Ala temporalis nicht auf einen Teil der orbito-temporalen Schädelseitenwand der Sauropsiden zurückzuführen ist, sondern dem Proc. basipterygoideus der letzteren entspricht. Im Gegensatz aber zu dem Verhalten bei den Sauriern, wo das über dem Proc. basipterygoideus befindliche Gebiet (Cavum epiptericum) zeitlebens außerhalb des Cavum cerebrale cranii liegt, wird dasselbe bei den Säugern dadurch, daß sich die Ala temporalis vergrößert und mit den benachbarten Skelettstücken Verbindungen eingeht, zu einem Teil des definitiven Cavum cranii, das somit gegenüber dem der Saurier einen Zuwachs aufweist. So erklärt es sich, daß am Säugerschädel die Fissura orbitalis superior so zahlreiche Nerven aus dem Schädelraum in die Orbita leitet: sie ist der letzte Rest der noch embryonal so weiten Kommunikation des Cavum epiptericum mit der Orbita. Die Stellen, wo beim Säuger die Nerven in die Dura mater eintreten, entsprechen etwa denen, an denen sie bei Reptilien durch die primordiale Schädelseitenwand dringen. Von der letzteren, wie sie bei Reptilien vorhanden ist, sind bei den Säugern als Reste die Interclinoidspange der Primaten, die Taenia metoptica und eine Spange zu nennen, die bei Echidna ein den N. opticus und den N. oculomotorius herauslassendes Foramen von hinten begrenzt (Taenia clino-orbitalis). Die selbständige Verknorpelung der Ala

temporalis fand Wińcza außer beim Menschen auch bei der Katze, dem Hund, dem Eisbär, dagegen fehlte bei Pferd, Schwein, Schaf, Kalb jede Spur einer Trennung zwischen der Ala und dem basalen Knorpel der Orbito-temporalregion. Welche Bedeutung der selbständigen Verknorpelung zukommt, ist noch nicht zu sagen.

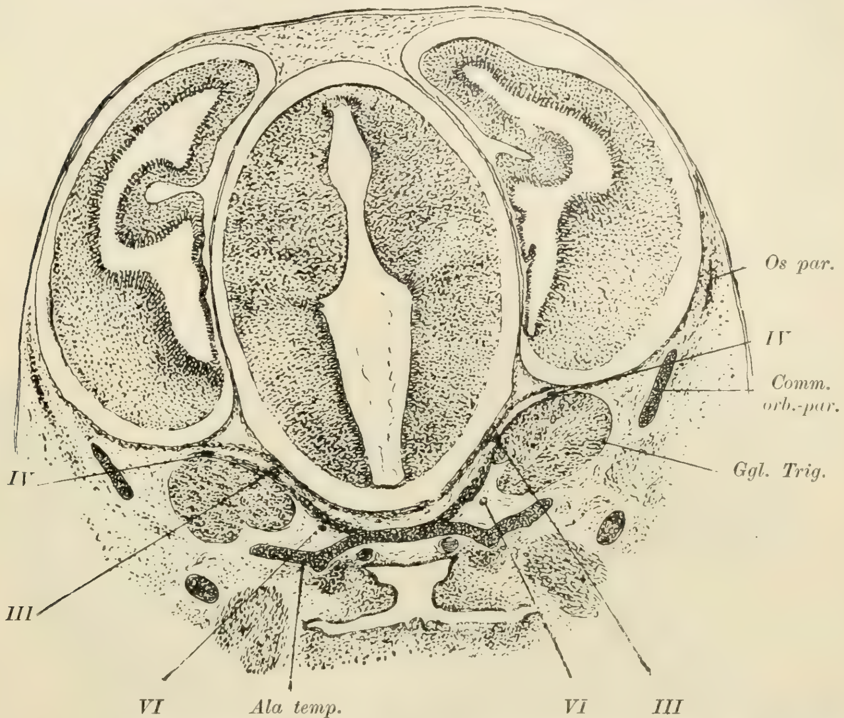


Fig. 400. Querschnitt durch die Orbito-temporalregion etwas vor der Sella turcica, von einem 30 mm langen Embryo von Mus musculus. Vergr. 25:1. Nach E. Gaupp (1902). Der Schnitt zeigt das Cavum epiptericum.

In der Ethmoidalregion wird durch die Verknorpelung des perirhinischen Gewebes, die erst einsetzt, nachdem das Hohlraumsystem mit seinen Komplikationen im wesentlichen angelegt ist, eine Kapsel geschaffen, die der Konfiguration des Geruchsorganes entsprechend vielfach komplizierter ist als die der Reptilien, wenn auch weitgehende Uebereinstimmungen nicht zu verkennen sind. Innerhalb der Säugerreihe selbst erfährt der gemeinsame Grundplan eine Modifikation vor allen Dingen durch die verschiedene Situation des Geruchsorganes zur Schädelhöhle, wie sie durch die Größe des Gehirnes bedingt ist. Bei den in dieser Hinsicht tiefer stehenden Säugern liegt das Geruchsorgan und damit die Nasenkapsel im wesentlichen vor dem Cavum cranii cerebrale und schiebt sich nur mit seiner hinteren Partie unter den vordersten Teil des letzteren. Die im wesentlichen quere Ebene der Fenestrae olfactoriae steht dabei etwas geneigt, nicht rein vertikal, sondern von hinten-unten nach vorn-oben ansteigend, und die Ränder der gen. Fenestrae helfen das Cavum cranii von vorn begrenzen (Fig 397). Je mehr das Gehirn an Volum zunimmt, um so mehr wölbt es sich nach vorn hin vor, die Ebene des Olfactoriusfensters wird dabei vollständig in die Horizontale niedergelegt (Fig. 399). Der vordere

Abschluß des Cavum cranii wird alsdann rein von Deckknochen gebildet, die Nasenhöhle liegt ventral von dem vordersten Teil des Cavum cranii (Fig. 401), und nur ihr vorderster Abschnitt springt unterhalb des letzteren frei vor (Primaten). Damit Hand in Hand gehen Umlagerungen im Innern der Nasenkapsel (Muscheln!). Der hinterste Teil der Kapsel, der die Riechwülste birgt, ist stets beträchtlich erweitert gegenüber dem davor gelegenen, der sich sehr lang und schmal nach vorn hin ausziehen kann (Fig. 397). Die direkte Fortsetzung der basalen Knorpelmasse der Orbito-temporalregion bildet das Septum nasi, das sich zwischen beiden Nasensäcken meist ununterbrochen bis zum vorderen Ende derselben erstreckt. Der zwischen den beiden Fenestrae olfactoriae frei anstehende Rand seines hinteren oberen

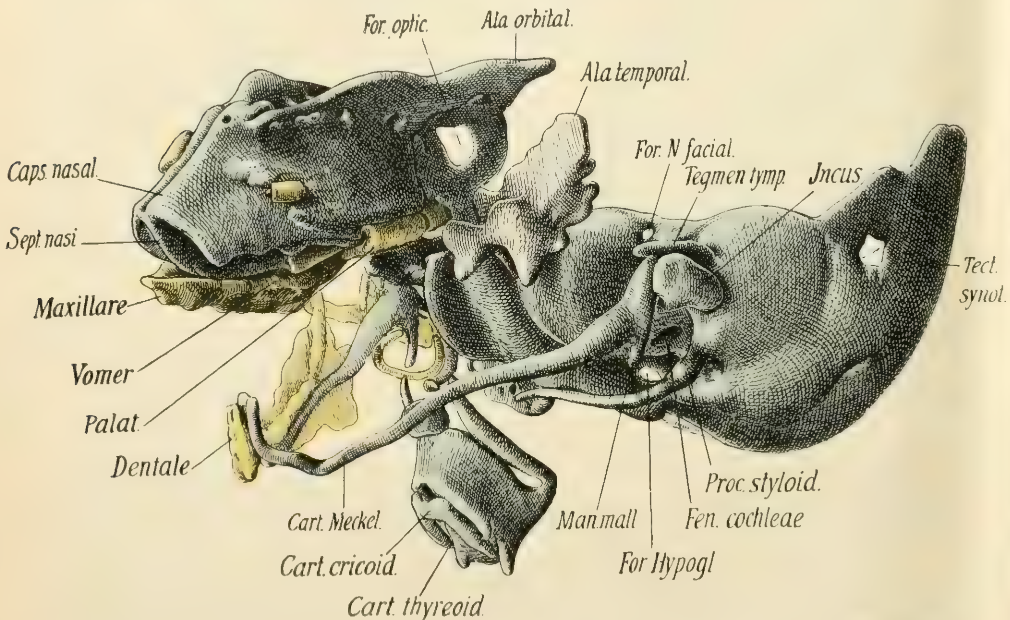


Fig. 401. Dasselbe Modell wie Fig. 399, mit Deckknochen der rechten Seite. Von links.

Abschnittes kann als Crista galli gegen das Cavum cranii vorspringen. Die Fenestra olfactoria jeder Seite, die sich, wie schon bemerkt, in verschiedenem Grade der Neigung gegen die Horizontale präsentiert, ist anfangs groß und einheitlich, erst sekundär erfolgt durch Knorpelbrücken ihre Zerlegung in einzelne kleine Oeffnungen (Bildung der Lamina cribrosa, unterbleibt bei Ornithorhynchus und manchen katarhinen Affen). An den seitlichen Begrenzungsrand des Olfactoriusfensters setzt sich, wenigstens bei sehr vielen Säugern, die schon erwähnte Cartilago spheno-ethmoidalis an und verbindet so die Nasenkapsel mit der Ala orbitalis (Fig. 397).

Ueber der Fenestra olfactoria liegt der Bulbus olfactorius, von dem aus die Fila olfactoria ventralwärts in die Nasenkapsel dringen. Auch der N. ophthalmicus, resp. seine Fortsetzung, der N. ethmoidalis, kommt hier in Frage: er tritt aus der Orbita durch die Fissura orbito-nasalis (unter der Cartilago sphenoethmoidalis) in das Gebiet der Fenestra olfactoria und kreuzt sich hier mit den Ol-

factoriusästen, indem er dorsal über dieselben hinweggeht, um dann in die Nasenkapsel einzutreten. Die Verhältnisse liegen also ursprünglich im wesentlichen so wie bei den Sauriern. Die Bildung der Knorpelbrücken der Lamina cribrosa zwischen den Olfactoriusästen erfolgt nun so, daß dadurch der N. ethmoidalis eine Strecke weit aus der Nasenkapsel ausgeschlossen und dem Schädelcavum zugeteilt wird. Es handelt sich also bei der Lamina cribrosa nicht eigentlich um eine Zerlegung der Fenestra olfactoria, sondern um Knorpelbildung, die näher dem Nasensacke erfolgt. Dieselbe scheint von den hinteren Enden der Ethmoturbinalia auszugehen. Jedenfalls ist die Lamina cribrosa durchaus eine Besonderheit der Säuger (GAUPP 1900).

Vor der Fenestra olfactoria fällt der obere Septumrand nach vorn hin mehr oder minder stark ab und geht jederseits in das Tectum nasi über, das lateral in die seitliche Nasenwand, Paries nasi, umbiegt. Hinten setzt sich die Seitenwand an den lateralen Rand der Fenestra olfactoria an und geht unterhalb derselben in die Hinterwand der Nasenkapsel über. Ein an der Uebergangsstelle bei manchen Säugern lateralwärts vorspringender Fortsatz entspricht vielleicht dem Proc. maxillaris posterior der Saurier. Im mittleren Abschnitt der Nasenkapsel biegt der ventrale Rand der Seitenwand medialwärts um und geht in eine Knorpellamelle über, die die untere Muschel (das Maxilloturbinale) bildet. Auch in den übrigen Muschelwülsten (Nasoturbinale und Ethmoturbinalia, s. den Aufsatz von PETER in Bd. 2 dieses Handbuches) tritt Verknorpelung des Mesenchyms ein, und es entstehen so Knorpellamellen, die mit der Seitenwand in kontinuierlichem Zusammenhang stehen.

Auch das Maxilloturbinale steht somit anfangs in kontinuierlichem Zusammenhang mit der Seitenwand der Nasenkapsel und wird erst dadurch, daß die untere Randzone der Seitenwand der Nasenkapsel zu Grunde geht, ein selbständiges Knorpelstück. Die mannigfachen Formkomplikationen, nach denen die vergl. Anatomie einfach oder doppelt gewundene, verästelte oder gefaltete Maxilloturbinalia unterscheidet, bilden sich ontogenetisch sekundär aus; bei seiner Entstehung besitzt das Mt. stets eine einfache Gestalt. So stellt es auch bei Carnivoren embryonal anfangs ein kaum eingerolltes, doppelt gewundenes Knorpelplättchen dar, und die Nebenlamellen entstehen erst nachträglich (ZUCKERKANDL). Die Ethmoturbinalia, an denen der der Seitenwand anhaftende Ursprungsteil als Lamina basalis, der freie eingerollte Teil als Lamina recurvata beschrieben wird, variieren bei den einzelnen Säugerordnungen an Zahl, Größe und Ausbildung. Die größten, d. h. die am weitesten gegen die Nasenhöhle vorspringenden werden als Endoturbinalia (Hauptmuscheln), die kleineren zwischen ihnen verborgenen als Ectoturbinalia (Nebenmuscheln) bezeichnet; von den letzteren können wieder noch zwei durch die Größe unterschiedene Kategorieen vorhanden sein. Von der einen oder von beiden Flächen der Basallamelle der Endoturbinalia können eingerollte sekundäre und tertiäre Blätter entspringen. Die ausführlichste Darstellung über diese Verhältnisse gab, im Anschluß an die früheren Arbeiten von H. ALLEN, ZUCKERKANDL u. SEYDEL, neuerdings PAULLI (1899, 1900). Die Verschiedenheit in der Verlaufsrichtung der Ethmoturbinalia bei den niederen Säugern einer- und den Primaten andererseits ist nach SEYDEL zurückzuführen auf die Umlagerung der anfangs fast vertikal gestellten Lamina cribrosa in die Horizontale und auf eine Zunahme der Höhe des Keilbeinkörpers, sie läßt sich von den Halbaffen zu den Anthropoiden verfolgen. Als ein Fortsatz des Nasoturbinale erscheint der Proc. uncinatus; derselbe kann sich auch bei der Reduktion des Nasoturbinale (Primaten) selbständig erhalten. Er liegt typisch vor dem Ostium des Sinus maxillaris.

Ueber die Homologie der Muscheln ist in dem Aufsatz von PETER (dies. Handbuch) gehandelt. Anzumerken ist, daß die gewöhnliche Annahme, nach der die untere Muschel der Säuger der Muschel der Reptilien homolog ist, von SEYDEL (1899) bestritten wird. Nach SEYDEL hatte die untere M. der Säuger niemals Beziehungen zum Riechepithel und ist auf gewisse Falten bei Reptilien und Amphibien zurückzuführen. Ich glaube nicht, daß dies richtig ist.

Ein Boden der Nasenkapsel (Solum nasi) kommt nur in beschränkter Ausdehnung zur Verknorpelung. Sehr allgemein (doch nicht beim Menschen) bildet sich ein in sagittaler Richtung schmaler Bodenabschnitt (Lamina transversalis posterior) unter dem

hintersten Abschnitt der Nasenhöhle (Fig. 398). Er hängt lateral mit der Seitenwand zusammen und demnach auch mit der Basallamelle der unteren Muschel; hinten geht er in die hintere Kuppel über. Medial hängt er nicht mit dem Septum zusammen, sondern biegt aufwärts in eine paraseptal gelagerte Lamelle um, die vom Septum durch einen kleinen Zwischenraum getrennt ist, hinten ebenfalls in die hintere Kuppel übergeht und einen freien dorsalen, meist auch einen freien vorderen Rand besitzt. — Dazu kommt bei vielen (den meisten) Säugern eine Bodenpartie auf der Grenze des mittleren und vordersten Kapselabschnittes (Lamina transversalis anterior), die den ventralen Rand der Seitenwand mit dem ventralen Rand des Septums verbindet und eine vordere basale (aber auch in die Seitenwand einschneidende oder mehr endständige) Oeffnung, die Fenestra narina, von einer größeren hinteren, der Fenestra basalis, trennt. Es besteht somit hier wie bei den Sauriern eine Zona anularis, d. h. ein Abschnitt der Kapsel, der allseitig (dorsal, lateral, ventral) das Geruchsorgan umgiebt. Auch beim Embryo von Semnopithecus maurus ist, nach E. Fischer, eine solche Lamina transversalis anterior, wenn auch sehr schmal, vorhanden; dagegen fehlt sie beim Menschen, so daß hier die Fenestra narina und die Fenestra basalis zu einer langen einheitlichen Fissura rostroventralis zusammenfließen. Vom Bodenteil der Zona anularis geht wie bei den Sauriern die Cartilago paraseptalis aus und zieht neben dem unteren Teil des Septums nach hinten. In primitivem Verhalten zeigt sie sich bei Halmaturusembryonen (Seydel 1896): hier geht sie hinten in die vom Septum losgelöste hintere Kuppel der Nasenkapsel über. Ihr vorderer röhrenförmig eingerollter Teil umschließt das Jacobsonsche Organ. Bei den meisten Säugern hängt der Knorpel nur vorn mit der Lamina transversalis anterior zusammen, endet dagegen hinten frei. Als Rest seines hinteren Abschnittes erscheint die schon erwähnte paraseptale Lamelle, in die die Lam. transversalis posterior umbiegt. Der Knorpel kann zur Röhre geschlossen sein, die das Jacobson'sche Organ umschließt (Pferd, Schwein, Wiederkäuer), oder halbrinnenförmig (Igel, Hund) oder einfach platt (Lutra, Cercopithecus). Dabei kann er seine Beziehungen zum Jacobson'schen Organ aufgeben und auch ganz isoliert werden (Mensch). Die Beziehung der Cart. paraseptalis (des Jacobson'schen Knorpels) zum Jacobson'schen Organ bei den Säugern ist neu erworben; der Knorpel selbst hat sich schon bei Reptilien vom Septum losgelöst ohne jene Beziehungen. Durch die letzteren wird er nur in seiner Form beeinflußt. In enger Verbindung mit der Cartilago paraseptalis (Pferd, Schwein, Reh, Schaf) oder getrennt von ihr (Rind, Hase) kann sich eine Cartilago ductus nasopalatini finden, die dem Ductus nasopalatinus zur Stütze dient. (Zahlreiche Angaben über das Verhalten der Cart. paraseptalis und Cart. ductus nasopalatini s. bei Spurgat [1896] sowie bei Grosser [1900].)

Vor der Fenestra narina (wofern dieselbe nicht ganz endständig liegt) schließt die Nasenkapsel mit einer flachen Kuppel ab, in die die Seitenwand, die Decke und das Septum übergehen; die Umgebung der Fenestra narina kann durch Fortsätze, die gegen die Oeffnung vorspringen, kompliziert werden. Ueber Abgliederungen in dieser Gegend s. u. Der hintere Abschluß der Kapsel wird jederseits unterhalb der Fenestra olfactoria durch ein mehr oder minder kuppelförmig ausge-

bauchtes Planum antorbitale gebildet, in das die Seitenwand und die Lamina transversalis posterior übergehen. Dorsal hängt es mit dem ventral-kaudalen Rand der Fenestra olfactoria zusammen, medial ist es entweder kontinuierlich mit dem Hinterrand des Septum nasi verbunden (Talpa) oder biegt in die schon erwähnte, neben dem Septum gelegene Knorpellamelle um, in die auch der mediale Rand der Lamina transversalis posterior übergeht. In letzterem Falle ist also die hintere Nasenkuppel vom Septum losgelöst (wie bei den Sauriern). Der hintere Umfang der Kuppel blickt gegen den Vorderrand und die Unterfläche der Ala orbitalis und kann mit dieser verschmelzen (Echidna). Die hintere blinde Kuppel der Nasenkapsel zeigt bei den Säugern eine mächtigere Ausbildung als beim Menschen; bei dem letzteren verengt sie sich so plötzlich, daß sie nur wie ein kleiner Anhang erscheint (Dursy).

Schicksal der Nasenkapsel. Aeußere Nase. Gewisse Abschnitte der Nasenkapsel der Säuger verknöchern, andere werden zu Bindewebe umgewandelt oder gehen ganz zu Grunde, noch andere endlich bleiben knorpelig erhalten. Dem Ossifikationsprozeß verfallen der hintere, die eigentliche Pars olfactoria bergende Teil der Kapsel (Os ethmoidale), die untere Muschel, und bei manchen Tieren der vorderste Teil des Septums (Os praenasale). Zu Grunde gehen die Cartilago spheno-ethmoidalis, ausgedehnte Partieen des Septums, und hin und wieder auch mittlere Teile des Septums selbst. Durch den Schwund an der Seitenwand und Decke verlieren die interturbinalen Räume streckenweise ihre laterale und dorsale Begrenzung, die dann von den umliegenden Deckknochen (Frontale, Lacrimale, Maxillare) übernommen wird. Dadurch ist dann auch die Möglichkeit zum Einwachsen von Nebenhöhlen in die umgebenden Knochen gegeben, wie es bei Säugern in großem Umfange vorkommt (s. Paulli). Durch dieselben Vorgänge wird das Maxilloturbinale aus seinem Verbande mit der Knorpelkapsel gelöst, so daß es Beziehungen zum Maxillare gewinnen kann, wie auch das Nasoturbinale nach Reduktion der Knorpelwand, der es ansaß, mit seiner vorderen Hälfte zur Anlagerung an das Nasale gelangen kann. Knorpelig erhalten bleiben die Cart. paraseptalis, die Cart. ductus nasopalatini, ein mehr oder minder großer Teil des Septums und die vordersten Abschnitte des Nasengerüstes, die von Deckknochen nicht bedeckt werden. Diese letzteren bilden mit dem zugehörigen Septumabschnitt die sog. knorpelige äußere Nase. (Bei manchen Tieren erhält sich auch ein Teil des vom Nasale gedeckten Knorpeldaches.) Der Schwund kann auch noch solche Teile der Decke und Seitenwand ergreifen, die vor den Deckknochen liegen, und bedingt dann, bei gleichzeitiger weitgehender Lückenbildung im Septum, eine fast völlige Loslösung des vordersten Teiles der Nasenkapsel, der dann für sich beweglich wird (Igel, Rüsselbär, Fischotter, Hund). In der direkten Umgebung der Fenestra narina erfolgt sehr allgemein durch lokale Umwandlung des Knorpels zu Bindegewebe die Abtrennung einer Cartilago alaris, event. noch anderer kleinerer Stückchen. Genaue Angaben über die Einrichtungen der äußeren Nase und der mannigfachen an ihr zu beobachtenden Fortsatzbildungen siehe bei Spurgat (1896). Ontogenetische Angaben liegen darüber fast gar nicht vor, und die Annahme, daß jene Defektbildungen und Abgliederungen sekundäre Vorgänge sind, die an einer anfangs kontinuierlichen Kapsel angreifen, ist vielfach nur ein aus den Verhältnissen beim Menschen gezogener Analogieschluß. Für die Ausbildung des vordersten Nasenkapselabschnittes als äußerer Nase erscheint als das wichtigste Moment die Reduktion des pränasalen Zwischenkieferfortsatzes, der bei den Reptilien medial von der Fenestra narina aufsteigt und bis zum Nasale die vordere Nasenkapselkuppe bedeckt. Die Abgliederung einzelner Stücke und eventuell des ganzen vorderen Abschnittes kann phylogenetisch zum Teil wenigstens auf die Facialismuskulatur bezogen werden.

Mensch. Einige speciell auf den Menschen bezügliche Angaben mögen noch folgen (vergl. dazu die Schilderung von Peter im 2. Bande dieses Handbuches). Bis zu Ende des 2. Monats besteht nach Mihalkovis die Umgebung der Nasenhöhle aus Mesenchym, zu Anfang des 3. Monats beginnt die Nasenkapsel zu verknorpeln, im 4. Monat befindet sie sich auf der Höhe ihrer Ausbildung. Die Cartilago spheno-ethmoidalis (Orbitalflügel des knorpeligen Siebbeins, Dursy) setzt sich breit an den lateralen Rand der horizontal gelagerten Fenestra olfactoria an (Fig. 399), wird aber im 4. bis 5. Monat in mehrere Teile zerschnürt und resorbiert. Bei 3—4 Monate alten Embryonen geht vom vorderen Drittel der Seitenwand ein kurzer Knorpelfortsatz (Proc. paranasalis) nach vorn in das Bindegewebe des

Oberkieferfortsatzes, den Thränennasengang von außen umgreifend. Er verknöchert nach Mihalkovics im 5. und 6. Monat und wird dem Oberkiefer einverleibt(?) Die knorpelige untere Muschel (Maxilloturbinale), die kontinuierlich mit dem unteren Rande der stark lateralwärts ausgebauchten Seitenwand zusammenhängt, hat im 3. bis 4. Monat einen nach oben gekrümmten Nebenfortsatz, der an die doppelt gewundene Muschel der Säuger erinnert, im 5. Monat entstehen an ihr leistenförmige Nebenfortsätze, die im Querschnitt ein Bild geben wie die gefaltete Muschel der Nager. Im 7. Monat ist die Trennung der unteren Muschel von der knorpeligen Seitenwand erfolgt (Killian). Die knorpeligen Ethmoturbinalia bilden sich innerhalb der entsprechenden Muschelwülste im 4. Monat; zugleich entstehen die Knorpelstützen des Processus uncinatus und der Bulla ethmoidalis. Das Schema für die Ethmoturbinalia ist, daß sie mit einer Lamina basalis an der Seitenwand der Nasenkapseln wurzeln und gegen das Lumen der Nasenhöhle hin in eine Lamina recurvata übergehen. Ueber die mittlere Muschel (Ethmoturbinale I) laufen manchmal einige Längsleisten hinweg. Der Proc. uncinatus hängt nur oben mit der Seitenwand zusammen und unterscheidet sich dadurch von den Muscheln. Dagegen kommen zwischen ihm und der mittleren Muschel 3 kleinere Muscheln (Nebenmuscheln, Ectoturbinalia), die nach jenem Schema gestaltet sind, zur Ausbildung; die obere und die mittlere von ihnen bilden gewöhnlich die Bulla ethmoidalis (Killian). Auch die 3 Conchae frontales erhalten Knorpelstützen. Rudimente eines 4. und 5. Ethmoturbinale werden beobachtet. Als letzte Andeutung eines knorpeligen Nasoturbinale erscheint bei Embryonen eine Verdickung des Knorpels im Gebiet des Agger nasi (Seydel). Da die Verwachsungsprozesse, die zur Bildung der Siebbeinzellen führen (s. Peter), zunächst nur die Schleimhautpartien betreffen, so bewahrt das Knorpelgerüst seine verhältnismäßig einfache Gestaltung (eine Anzahl größerer und kleiner Muschelbildungen, die der lateralen Wand der Nasenhöhle innen ansitzen); erst bei der Verknöcherung treten auch Verwachsungen der Lamellen untereinander auf, und so bilden sich zwischen den Basallamellen der Hauptmuscheln und den Nebenmuscheln abgekammerte Räume (Siebbeinlabyrinth), die ursprünglich nur interturbinale Gänge darstellen. Die Basallamellen selbst werden dabei häufig verschoben und in ihrer ursprünglichen Bedeutung und Zugehörigkeit schwerer erkennbar.

Der Paraseptalknorpel löst sich nach Mihalkovics im 3. Monat vom Septum los. Außer ihm beobachtete M. noch einige kleinere abgesprengte Knorpelchen, die unter dem Boden der Nasenhöhle bis in die Nähe des unteren Randes der Seitenwand hinziehen. Vielleicht sind sie als Reste einer Lamina transversalis anterior aufzufassen. Als zusammenhängende Platte fehlt eine solche, und daher fließen die Fenestra narina und die Fen. basalis zu einer langen Fissura rostroventralis zusammen. Der Paraseptalknorpel erhält sich bis in das postfetale Leben (E. Schmidt). Die hintere Kuppel, der ein ventraler Abschluß fehlt, stellt einen kleinen Anhang der Kapsel dar, der sich neben dem Nasenseptum unter den Basalknorpel der Orbitotemporalregion herunterschiebt. Er umschließt den Sinus terminalis (den zukünftigen Sinus sphenoidalis) und giebt die Grundlage ab für die Concha sphenoidalis (das Ossiculum Bertini), die bei den Knochen zu schildern sein wird. Im 4. bis 5. Monat wird von der vordersten Partie der Nasenkapsel durch lokale Umwandlung des Knorpels zu Bindegewebe jederseits die Cartilago alaris major abgetrennt, von dieser trennen sich dann die Cartilagines alares minores und Cart. sesamoideae ab. Das Septum ist bei der Geburt noch in ganzer Ausdehnung knorpelig; erst in der 2. Hälfte des 1. Lebensjahres verknöchert die hintere Partie, während die vordere als Septum cartilagineum zeitlebens erhalten bleibt. Mit diesem in Zusammenhang erhält sich ein Teil des Daches und der Seitenwand jeder Seite als Cartilago lateralis; der dahinter liegende Abschnitt dieser Wände geht, soweit er vom Nasale und Maxillare bedeckt wird, in den ersten Lebensjahren durch Umwandlung in Bindegewebe zu Grunde, der hinterste Abschnitt der Seitenwand verknöchert als Lamina papyracea oss. ethmoidalis.

Primordiales Visceralskelett.

Bei Säugetieren und dem Menschen werden in den 3 ersten häutigen Visceralbogen Skelettstücke angelegt, die zum Teil sehr bemerkenswerte Metamorphosen durchmachen. Im Kieferbogen bilden sich der Amboß und der Meckel'sche Knorpel (J. F. Meckel 1820), dessen proximales Gelenkstück die primordiale Grundlage des Hammers bildet; das Chondroblastem des Hyalbogens zerfällt in mehrere Stücke, die den Stapes, den Proc. styloideus des Schläfenbeins, das Lig. stylohyoideum und das Cornu minus des Zungenbeins bilden; aus dem Blastem des ersten Branchialbogens entsteht das Cornu

majus des Zungenbeins. Der Körper des Zungenbeins scheint in der Hauptsache dem ersten Branchialbogen zuzugehören.

Kieferbogen. Eine sehr genaue Darstellung liegt von BROMAN über die Verhältnisse beim Menschen vor. Sobald die Mesenchymmassen sich in dem ersten Visceralbogen verdickt haben (6. Woche), wird das proximale Ende des so entstandenen Blastemstreifens durch den N. trigeminus in eine mediale und laterale Partie unvollkommen getrennt. Nicht minder unvollkommen ist auch die Trennung der Blastemmassen des ersten Bogens von denen des zweiten durch die erste Visceraltasche, so daß jene Massen an ihrem proximalen Ende überall da zusammenhängen, wo nicht Nerven, Gefäße oder die erste Visceraltasche eine Unterbrechung bedingen. Von dem lateralen Blastem wird nur der proximale Abschnitt zur Bildung eines Teiles des Visceralskelettes in Anspruch genommen, die mehr distale Partie wird größtenteils zur Bildung des äußeren Ohres verwendet. Aus dem proximalen Abschnitt des lateralen Blastems geht der Amboß hervor; der schon von vornherein vorhandene, die Amboßanlage mit der Stapesanlage verbindende Blastemstreifen wächst zum Crus longum incudis aus (Figg. 402, 403), und aus der anfangs bestehenden Zwischenscheibe bildet sich das Gelenk zwischen diesem und dem Stapes. Noch im Blastemstadium fließt die Anlage des Amboßes mit der Labyrinthkapsel zusammen und wird von dieser erst wieder bei Eintritt des Vorknorpelstadiums deutlich abgegrenzt. Die hintere Partie bildet alsdann das Crus breve (Fig. 404). Schon im Vorknorpelstadium hat der Amboß im großen und ganzen seine definitive Form erreicht, nur der knopfförmige Proc. lenticularis bildet sich erst, nachdem ein Teil des langen Schenkels schon ossifiziert ist. —

Der proximale Abschnitt des medialen Blastems kommt nicht zur Entwickelung; die übrige Partie, die unmittelbar von der vorbeilaufenden Chorda tympani aus nach vorn geht, ist die Anlage zum MECKEL'schen Knorpel, deren proximales Ende schon früh eine besondere formale Ausbildung (als Hammer) erkennen läßt (Fig. 403, 404). Die ganze Anlage verknorpelt als einheitliches Stück; das proximale Ende bleibt von dem Ambos zunächst durch unverknorpeltes Blastem (Zwischenscheibe) getrennt, weiterhin entwickelt sich aus letzterer das Gelenk. Schon auf dem Blastemstadium sproßt aus der Hammeranlage das Manubrium mallei aus, als ein weiterer Auswuchs entsteht der Proc. lateralis, während die Crista mallei durch Resorption des unter ihr gelegenen Knorpels zu stande kommt (4. Monat). So erlangt das proximale Gelenkstück des MECKEL'schen Knorpels allmählich die definitive Hammergestalt, um endlich, wenn in ihm die Knochenbildung auftritt, auch zu einem selbständigen Skelettstück zu werden. Dies geschieht dadurch, dass der größte (mittlere) Teil des MECKEL-schen Knorpels der Resorption anheimfällt, ein Vorgang, der zu Anfang des 5. Monats eingeleitet wird und sich nach hinten bis an das zum Hammer gestaltete Gelenkstück ausdehnt. (Ueber die Bildung des Proc. anterior s. Folii siehe die Darstellung der Knochenentwickelung.) — Außer dem proximalen Gelenkstück macht auch noch das distale Ende des MECKEL'schen Knorpels ein besonderes Schicksal durch: es verknöchert und verschmilzt mit dem Dentale. In der Symphyse zwischen beiden MECKEL'schen Knorpeln treten 2 kleine Symphysenknorpel auf. Nach HENNEBERG sind sie selbständige Neubildungen, und erscheinen bei menschlichen Embryonen von 7,5 cm

Scheitelsteißlänge; Kölliker, der sie beim Menschen und mehreren Säugern beschreibt (A. L. I, 1879), faßte sie als Reste der Meckelschen Knorpel auf. Masquelin beschrieb einen unpaaren Knorpelkern beim Menschen als selbständige Bildung (s. Mandibula).

Fig. 402.

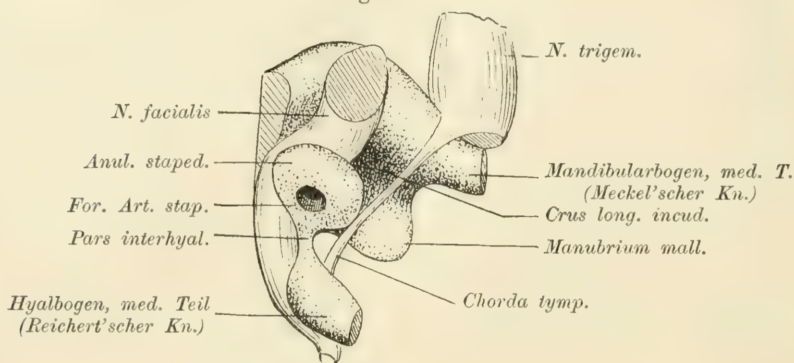


Fig. 403.

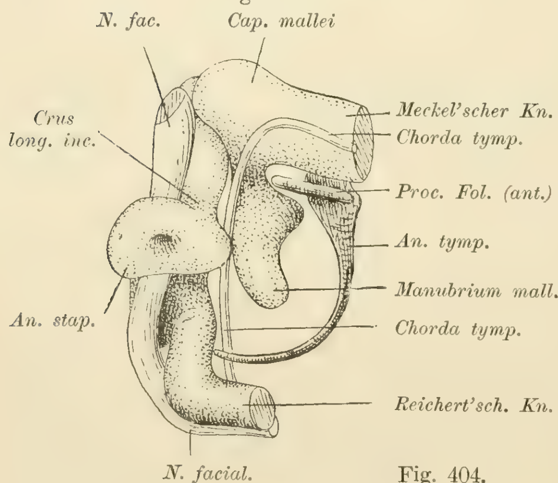
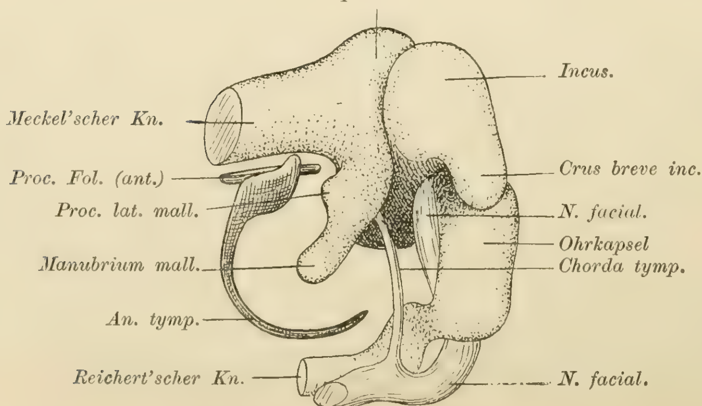


Fig. 402. Rekonstruktionsmodell der proximalen Partieen der beiden ersten Visceralbogen eines menschlichen Embryo von 16 mm Nackensteißlänge. Linke Seite, von innen gesehen. Nach J. Broman.

Fig. 403. Rekonstruktionsmodell der gleichen Partieen wie in Fig. 402, von einem menschlichen Embryo von 55 mm Scheitelsteißlänge. Linke Seite, von innen gesehen. Nach J. Broman.

Fig. 404. Dasselbe Modell wie Fig. 403; von außen gesehen.

Fig. 404.



Daß Hammer und Amboß der Säuger Derivate des Kieferbogens sind, ist, wie an anderem Orte (p. 608) bereits erwähnt wurde, zuerst durch REICHERT (1837, für das Schwein) festgestellt worden. Dadurch erfuhr denn auch der MECKEL'sche Knorpel, den sein Entdecker (MECKEL 1820) schon beim menschlichen Embryo in Zusammenhang mit dem Hammer fand, seine embryologische Deutung als Teil des 1. Visceralbogens. Für zahlreiche Säugerformen (Kaninchen, Maus, Meerschweinchen, Hund, Katze, Schaf, Rind, Schwein, Mensch) ist seitdem der REICHERT'sche Befund bestätigt worden (RATHKE, BISCHOFF, BRUCH, HUYLEY, KÖLLIKER, SEMMER, PARKER, GRADENIGO, BAUMGARTEN, DREYFUSS, ZONDEK u. A.), so daß an seiner Richtigkeit nicht zu zweifeln ist. — Die geschilderten Entwickelungsvorgänge geben dann auch die Grundlage für die morphologische Deutung des Amboßes und Hammers. Schon REICHERT erkannte die Uebereinstimmung zwischen dem Amboß der Säuger und dem Palatoquadratum der niederen Vertebraten und folgerte daraus die Homologie beider. Dann ergab sich von selbst für den Hammer die Auffassung, daß derselbe in seiner primordialen Grundlage dem Gelenkstück des primordialen Unterkiefers niederer Vertebraten entspreche, nach der Ossifikation also dem Articulare. Daß der Proc. Folianus der primordialen Grundlage fremd sei, wurde von anderer Seite festgestellt; auf die daraus sich ergebende Schlußfolgerung ist später einzugehen.

Zungenbeinbogen. Nach BROMAN's Darstellung, der ich im Nachstehenden folge, werden beim Menschen auch die Blastemmassen des Hyalbogens in einen medialen und einen lateralen Abschnitt geteilt, und zwar durch den N. facialis. Aus dem medialen Abschnitt gehen die wichtigsten Gebilde, der Stapes und der REICHERT'sche Knorpel, hervor. Die Stapesanlage bildet den proximalsten Teil des Blastems, sie erfolgt ringförmig um die A. stapedialis (als Anulus stapedialis) und steht von vornherein durch eine Blastembrücke mit der Ambosanlage in Verbindung (Fig. 402). Aus dieser Verbindung geht weiterhin das Crus longum incudis hervor, und zwischen diesem und dem Stapes bildet sich erst eine Zwischenscheibe, später ein Gelenk aus. Die ringförmige Stapesanlage rückt an die Labyrinthwand heran und senkt sich in dieselbe ein. Bis zur zweiten Hälfte des 3. Embryonalmonats behält sie ihre Ringform bei, dann aber beginnt sie ihre definitive Gestalt anzunehmen, und zugleich erleidet das mitten vor dem Steigbügelring liegende Blastem der Ohrkapsel im Gebiet der Fenestra vestibuli eine fast vollständige Druckatrophie, so daß es nach dieser Zeit nur als ein dünnes Perichondrium auf der Steigbügelplatte persistiert. Die Anlage des Stapes verknorpelt selbständig, und das Gleiche gilt von dem distalen Abschnitt des medialen Blastems, aus dem der Hauptteil des REICHERT'schen Knorpels hervorgeht. Beide Gebilde bleiben eine Zeitlang durch eine nicht verknorpelnde Blastembrücke, Pars interhyalis, Fig. 402 (Interhyale, BROMAN; Facialismantel Aut.) untereinander in Verbindung, später schwindet diese, und der REICHERT'sche Knorpel hängt nun nur noch an seinem proximalen Ende mit dem lateralen Blastem des Hyalbogens zusammen. Diese schon von Anfang an bestehende Verbindung bildet sich sogar weiter aus. Aus dem proximalen Teil des lateralen Blastems geht ein selbständig verknorpelndes Stück, das Laterohyale (BROMAN; Intercalare, DREYFUSS) hervor, das vom REICHERT'schen Knorpel zunächst durch eine Blastemscheibe getrennt bleibt, dann aber kontinuierlich mit ihm zusammenfließt. Schon vorher hatte sich das proximale Ende des Laterohyaleblastems an die Labyrinthkapsel angelegt und war mit dieser innig verschmolzen. Durch die Verknorpelung wird ein kontinuierlich knorpeliger Zusammenhang zwischen der Labyrinthkapsel, dem Laterohyale und dem Hauptteil des REICHERT-schen Knorpels hergestellt; der ganze, mit der Ohrkapsel verschmolzene Knorpelstab wird nun (KÖLLIKER) als REICHERT'scher Knorpel be-

zeichnet (s. Fig. 404; das Laterohyale ist hier nicht besonders bezeichnet). Ueber das weitere Schicksal desselben beim Menschen war schon Reichert selbst im wesentlichen orientiert: sein oberster Abschnitt wird in die Paukenhöhle eingeschlossen, bei der Bildung des Facialiskanals verwendet und verwächst mit benachbarten Komponenten des Schläfenbeins, der anschließende Abschnitt bildet den frei von der Schädelbasis ventralwärts und nach vorn ragenden Proc. styloideus (Fig. 401); der folgende Abschnitt wird zu Bindegewebe umgewandelt und bildet das Lig. stylohyoideum, der letzte endlich bildet das Cornu minus des Zungenbeins, das somit ein Cornu hyale darstellt. Die Reichert'schen Knorpel beider Seiten hängen nach Kölliker (bei Kaninchen und Mensch) ventral nie miteinander zusammen, sondern setzen sich, wie es scheint, gleich nach ihrem Entstehen mit den Seiten der Anlage des Zungenbeinkörpers in Verbindung. Nach Kölliker's Auffassung nimmt somit der Hyalbogen an der Bildung des Zungenbeinkörpers keinen Anteil.

Daß der Stapes seinen Ursprung vom Hyalbogen nehme, ist zuerst durch Reichert 1837 behauptet worden. Die wichtigste abweichende Anschauung, die dieser Meinung gegenübergestellt wurde, ist die, daß der Stapes ganz oder teilweise von der Labyrinthkapsel stamme. Der Befund, daß bei den Amphibien das Operculum in Zusammenhang mit der Ohrkapsel entsteht, hat dabei zweifellos das Urteil beeinflußt. Parker (1874, für das Schwein, P. and Bettany, 1877) sowie Gruber (1877) beschrieben den labyrinthären Ursprung des Gesamtstapes, v. Noorden (Mensch) und Gradenigo (Katze, Kaninchen, Schwein, Hund, Maus, Mensch) suchten eine Vermittelung zwischen dieser Anschauung und der von dem hyalen Ursprung herzustellen, indem sie die Fußplatte von der Ohrkapsel, die Crura vom Zungenbeinbogen stammen lassen. Auch eine völlige Selbständigkeit des Stapes ist von mehreren Autoren vertreten worden. Die Anschauung von der hyalen Natur hat die meisten Anhänger, dazu gehören Parker (von 1885 an), Rabl (unter Mitberücksichtigung der Nervenverteilung), Baumgarten, Zondek, Jacoby (nicht mit Sicherheit), Hegetschweiler, Broman. Die innige Verbindung des Stapesblastems mit der Ohrkapselanlage ist nach dieser Anschauung eine sekundäre Erscheinung. — Daß das Stapesblastem sich ringförmig um eine Arterie herum bilde und nicht erst sekundär durchlöchert werde, ist zuerst von Salensky gesehen worden (1880); Fraser (1882) stellte die richtige Natur dieses Gefäßes fest und wies auf die bei manchen Säugern bleibende A. stapedialis hin. — Die Entwickelung eines Stapes columelliformis (ohne Durchbohrung), wie er sich bei Monotremen, vielen Marsupialiern und einigen Edentaten findet, wurde bisher nicht verfolgt.

Der Stapes entspricht wahrscheinlich dem inneren, auch gewöhnlich als Stapes bezeichneten Abschnitt der Reptiliencolumella, nicht aber dieser in ihrer Totalität. Bei den Amphibien kommt dagegen die gesamte Columella als Vergleichsobjekt in Betracht. Hierüber siehe das specielle Kapitel (p. 605).

Das Schicksal des Reichert'schen Knorpels ist nicht bei allen Säugern das gleiche wie beim Menschen. Vielfach wird der ganze Knorpel durch knöcherne Stücke ersetzt, ohne daß bindegewebige Umwandlung einer Strecke, wie beim Menschen, auftritt. Das oberste, an der Hinterwand der Paukenhöhle gelegene Stück des Reichert'schen Knorpels ist beim menschlichen Neugeborenen noch knorpelig (Politzer).

Erster Branchialbogen. Auch innerhalb des 3. Schlundbogens verdichtet sich das Mesenchym zu einer Skelettanlage, aus deren Verknorpelung das Cornu majus des menschlichen Zungenbeins hervorgeht. Dieses stellt somit ein Cornu branchiale primum dar. Jenes Blastem geht ventral in dasjenige über, aus dem sich der Körper des Zungenbeins bildet. Ob dieses bei seiner Anlage irgendwelche Selbständigkeit erkennen läßt, bleibt, ebenso wie die Frage nach einer etwaigen Beteiligung des hyalen Blastems an seiner Bildung, noch genauer festzustellen. Für die Beantwortung der Frage, wieweit der Anlage des Zungenbeinkörpers der Wert bestimmter Copulae zuzuerkennen ist, mangelt es zur Zeit noch an sicheren Kriterien.

Daß die Bezeichnung Cornu majus zwar für den Menschen, aber nicht für die meisten anderen Säuger gilt, sei hier nur kurz bemerkt.

II. Knochen.

Die Zerlegung des neuralen Primordialcraniums in knöcherne Territorien ist bei den Säugern eine vollständigere als bei den anderen Wirbeltieren; nur geringe Reste des Knorpels (namentlich der vorderste Teil der Nasenkapsel) bleiben erhalten. Die Zahl der Ersatzknochen ist daher eine größere als bei den Reptilien, und manche von ihnen, namtlich in der Orbito-temporal- und Ethmoidalgegend, lassen sich nicht von solchen der Reptilien ableiten, sondern erscheinen als neue Bildungen. Von den Deckknochen gewinnen die an der Decke und Seitenwand des neuralen Schädels gelegenen eine besondere Bedeutung und Entwickelung, da sie bei dem Zurücktreten des Primordialcraniums in erhöhtem Maße zur Begrenzung des im Anschluß an die Gehirnentfaltung sich stark vergrößernden Cavum cranii herangezogen werden. Vielfach geben die Knochen des neuralen Craniums ihre Selbständigkeit auf und verwachsen mit benachbarten, wodurch Knochenkomplexe mannigfacher Art (Ersatzknochen untereinander, Deckknochen untereinander, Ersatzknochen mit Deckknochen) gebildet werden.

Ersatzknochen des neuralen Craniums sind folgende. Basioccipitale, Pleuroccipitalia, Supraoccipitale occupieren die Umgebung des Hinterhauptsloches; mehrere Ossa periotica treten in der Ohrkapsel auf und bilden untereinander verschmelzend das Os petrosum, das von den benachbarten Ersatzknochen getrennt bleibt, dagegen vielfach mit Deckknochen Verbindungen eingeht; der vordere Teil der Basalplatte nebst dem Boden der Fossa hypophyseos werden vom Basisphenoid, die beiden Alae temporales von den Alisphenoiden occupiert; in der vorderen Hälfte der Orbito-temporalgegend entsteht basal das Praesphenoid, dem sich lateral die an Stelle der Alae orbitales tretenden Orbitosphenoide anfügen; in der Ethmoidalgegend endlich ist eine septale Ossifikation (Mesethmoid) von zwei lateralen, in den Seitenteilen der Nasenkapsel auftretenden (Pleurethmoiden) zu unterscheiden, die alle drei zum Ethmoid verschmelzen; eine selbständige Ossifikation ergreift die untere Muschel. Von specieller Bedeutung und nur auf wenige Formen beschränkt, ist eine als Praenasale beschriebene vordere Septalverknöcherung. Als Deckknochen legen sich der hinteren Schädelregion das Parietale und seitlich das Squamosum an, das bei den Säugern eine besondere Ausbildung erfährt. Ein Interparietale schiebt sich unpaar zwischen die hinteren Enden beider Parietalia ein. Im mittleren Schädelgebiet bildet das Frontale die Decke des Cavum cranii. Auf und an die Nasenkapsel legen sich Nasale, Lacrimale, Incisivum und Maxillare an. Der Schädelbasis lagern sich die als Pterygoidea und Vomer bezeichneten Knochen an, von denen die sog. Pterygoidea wahrscheinlich auf das Parasphenoid der niederen Vertebraten zurückzuführen sind, sowie im Ethmoidalgebiet jederseits das Palatinum. In nähere Beziehung zum neuralen Cranium tritt endlich noch das Tympanicum, das vielleicht auf das Paraquadratum der Amphibien zurückzuführen ist.

Die Anordnung der das Cavum cranii begrenzenden Schädelknochen bei den Säugern ermöglicht sehr leicht eine Gruppierung zu 4 hintereinander liegenden, die Schädelhöhle umgürtenden Segmenten (Occipital-, hinteres und vorderes Sphen-

oidal-, Ethmoidalsegment), von denen allerdings das vorderste auf den basalen Abschnitt reduziert ist. Das Petrosum mit seinen Deckknochen fällt dabei aus. Dieser Umstand wurde Veranlassung, in jenen Segmenten umgestaltete Wirbel, in dem Petrosum aber einen specifischen Sinnesknochen zu sehen (s. Lehre von der Metamerie des Schädels).

Die Genese der Schädelknochen ist bei den Säugern und speciell beim Menschen viel genauer studiert als bei irgend einer anderen Tierklasse. Dabei hat sich die Thatsache ergeben, daß viele Knochen von mehreren Centren aus entstehen. In manchen Fällen läßt sich die Homologie solcher Einzelcentren mit selbständig bleibenden Knochen niederer Wirbeltiere begründen, in anderen Fällen ist das nicht möglich. An den vagsten Behauptungen fehlt es auf diesem Gebiete nicht (s. auch den nächsten Abschnitt).

Fontanellen. Da, wo 3 oder mehrere Knochen zusammenstoßen, bestehen am Dach und Seitenumfang des Schädels — entweder nur embryonal oder auch noch eine Zeit lang im postembryonalen Leben — häutig geschlossene Lücken, Fontanellen (Fonticuli). Die wichtigsten beim Menschen sind: die kleine F. (Font. occipitalis), zwischen Lambda- und Sagittalnaht; die große F. (Font. frontalis, Bregmafontanelle) zwischen Coronar- und Sagittalnaht; die hintere Seiten-F. (Font. mastoideus, Asterionfontan.), zwischen Scheitel-, Hinterhaupt- und Schläfenbein; die vordere Seiten-F. (Font. sphenoidalis, Pterionfontan.) zwischen Stirn-, Scheitel-, Schläfenbein und großem Keilbeinflügel und die inkonstante Fronto-Nasal-Fontanelle. Ueber Zeit und Reihenfolge des Verschlusses dieser Fontanellen beim Menschen siehe Adachi (1900). Von früh-fötalen, bald verschwindenden Fontanellen sind besonders zu nennen die am vorderen und hinteren Rande des Scheitelbeins, entsprechend den beiden Enden der fötalen horizontalen Scheitelbeinnaht, gelegenen.

Ueberzählige Knochen. Ueberzählige Schädelknochen sind bisher am genauesten und in größter Anzahl beim Menschen beschrieben worden; in den letzten Jahren ist auch auf entsprechende Vorkommnisse bei Anthropomorphen und quadrupeden Säugern mehr geachtet worden. Nach den bisher vorliegenden Erfahrungen kann eine Vermehrung der normalen Zahl der Knochenstücke auf verschiedene Weise erfolgen, und es muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß bei ausgedehnteren Untersuchungen noch weitere Modi festgestellt werden. Eine befriedigende Klassifizierung ist daher zur Zeit noch nicht möglich. Ueberhaupt ist die Verwendung des Begriffes „überzählige Knochen“ bei Fällen von Knochenvermehrung oft genug inkorrekt, da sich ja z. B. bei abnormem Zerfall eines normalerweise einheitlichen Stückes gar nicht sagen läßt, welches Teilstück auf jene Bezeichnung Anspruch hat. Die Gepflogenheit, das kleinere so zu benennen, ist lediglich ein praktisches Mittel, das auch im Stich lassen kann.

Die Frage, ob das Auftreten überzähliger Knochen beim Menschen im Sinne eines Atavismus aufzufassen ist, kann nur von Fall zu Fall auf dem Wege wirklich kritischer Vergleichung entschieden werden. An dieser fehlt es freilich oft genug. Für den Vergleich mit dem Menschen kommen zunächst die übrigen Säuger und dann die Reptilien in Betracht. Für die ersteren sind genaue Untersuchungen über die Genese der Schädelknochen erst in beschränktem Umfang, für die letzteren so gut wie gar nicht vorhanden. Sie sind aber Vorbedingung für die Beantwortung der angeregten Frage. Der Sprung vom Menschen zu Stegocephalen und Crossopterygiern widerspricht einer wirklich wissenschaftlichen Methode des Vergleiches, um so mehr, als es sich hier um den Schädel handelt, also den Teil, der die allergrößten Umwandlungen erleidet, und dessen Aufgaben vielfach andere sind, als bei den genannten niederen Formen. Mit dem Auftreten progressiver Erscheinungen muß da ganz besonders gerechnet werden.

1) Die Zahl der Knochenstücke kann vermehrt werden, wenn ein Ossifikationscentrum, das normalerweise nur bei seiner Entstehung selbständig ist, weiterhin aber mit anderen verschmilzt, abnormerweise seine Selbständigkeit beibehält. Ranke (1899) bezeichnet die auf diese Weise entstehenden überzähligen Knochen als principale;

welches der beiden Teilstücke dabei als überzählig zu bezeichnen ist, läßt sich natürlich aus dem Wesen der Sache nicht bestimmen.

2) Als accessorische überzählige Knochen bezeichnet RANKE die Naht-, Fugen- und Fontanellknochen, die kurzweg auch als Schaltknochen zusammengefaßt werden. Es sind kleinere Knochenstücke, die die Verbindung mit dem Hauptknochen, dem sie anliegen, nicht erlangt haben, in Nähten, Fugen und Fontanellen gelagert.

Die Nahtknochen (WORM'schen Knochen) sind kleine, unregelmäßig geformte Knöchelchen, die sich, oft in größerer Zahl, überall bilden können, wo 2 Knochen in einer Naht zusammenstoßen. Die Fontanellknochen sind in ihrer Lage mehr fixiert; sie finden sich nur da, wo 3 und mehr Knochen zusammenstoßen, also da, wo im fötalen oder früh-kindlichen Leben Fontanellen bestehen. Sie erlangen oft ansehnlichere Größe, treten symmetrisch auf und passen sich in ihrer Form der Fontanelle an, wodurch ihre Gestalt eine mehr regelmäßige, bestimmte wird. Gelegentlich kann ein Fontanellknochen als Nahtknochen erscheinen, wenn es sich nämlich um einen Knochen in einer frühfötalen Fontanelle handelt. Solche kommen zu stande, wenn ein Knochen nur bei seiner ersten Anlage aus zwei Centren zusammengesetzt ist: die diese beiden trennende Naht kann mit einer anderen zusammenstoßend, eine auf früheste Stadien beschränkte Fontanelle bilden. Treten in dieser Fontanellknochen auf, so werden dieselben später, wenn die fötale Naht verschwunden ist, nur zwischen 2 Knochen liegen, also als Nahtknochen erscheinen. (Beispiel: gewisse Knochen am vorderen und hinteren Rande des Scheitelbeins.)

Die Entstehung der Naht- und Fontanellknochen läßt sich aus den gleichen Momenten erklären, nämlich den Besonderheiten bei der Bildung der Deckknochen. Dieselben bestehen bei ihrem Auftreten aus einem Netzwerk feinster Knochenbälkchen, das bis zur Mitte des 5. Embryonalmonats sich durch Ausbildung neuer Bälkchen vergrößert. Um diese Zeit ist aber vorübergehend der Wachstumsmodus ein anderer: es bilden sich entlang den Rändern des Heerdes kleinste Knocheninseln, die erst dann, entweder direkt oder nachdem mehrere zu etwas größeren Stücken zusammengeflossen sind, sich mit dem Hauptknochen vereinigen. Unterbleibt diese Vereinigung, so sind kleine isolierte Knochenstückchen die Folge, die nun entweder (Nahtknochen) zwischen 2, oder (Fontanellknochen) zwischen mehreren Hauptknochen liegen. In den Fontanellen erfolgen häufiger Verschmelzungen der accessorischen Knocheninseln zu größeren Komplexen, daher besitzen die Fontanellknochen oft eine beträchtlichere Ausdehnung (RANKE). Da das Auftreten marginaler Knocheninseln an den Schädeldachknochen zu bestimmten Zeiten des Fötallebens ein normales Vorkommnis ist, so besteht zwischen den oben unter 1) und 2) genannten Erscheinungen kein prinzipieller Gegensatz. Das Abnorme ist in beiden Fällen nicht in dem Entstehen, sondern in dem Bestehenbleiben selbständiger Stücke zu sehen, die allerdings im Falle 2) nach Zahl und Form verschieden sind und dadurch mehr den Charakter des Zufälligen annehmen. Durch krankhafte Prozesse, die eine Steigerung des Innendruckes im Schädel bewirken (Hydrocephalus), kann die Zahl der Schaltknochen vergrößert oder Offenbleiben einer fötalen Naht bewirkt werden.

Nahtknochen können in allen Nähten des Schädeldaches auftreten, vor allem in der Lambdanaht, aber auch in der Frontal-, Coronal-, Sagittal-, Schuppen- und Frontonasalnaht. Zwischen den Gesichtsknochen sind sie sehr selten. Zu den Fontanellknochen der kleinen Fontanelle gehören die Spitzenknochen (s. Occipitalia); in der großen Fontanelle kommt ein einfacher oder doppelter accessorischer Knochen (Frontoparietale, Bregmaticum) vor, der bei Cebiden häufig ist (FICALBI), auch die vordere und hintere Seitenfontanelle, die inkonstante Fronto-Nasal-Fontanelle und die frühfötalen Fontanellen am vorderen und hinteren Rande des Scheitelbeins werden Sitz von Fontanellknochen.

Die Fugenknochen treten embryonal zwischen 2 Ersatzknochen des Chondrocraniums in der trennenden Knorpelfuge auf als kleine hirsekornförmige Knöchelchen (RANKE). Da für die Ersatzknochen ähnliche Wachstumsverhältnisse, wie sie von den Decknochen geschildert wurden, bisher als normalerweise vorkommend nicht bekannt sind, so hat das Auftreten selbständiger Ossifikationsherde in den Fugen noch mehr den Charakter eines abnormen Vorganges, als das bei den Naht- und Fontanellknochen der Fall ist.

3) Die Möglichkeit, daß die Zahl der Centren, von denen aus die Verknöcherung eines Knochens erfolgt, abnormerweise eine Vermehrung erfährt, und daß so statt eines Knochens deren mehrere entstehen, ist ohne weiteres zuzugeben. Bisher wurde diese Ent-

stehungsursache stillschweigend in vielen Fällen angenommen; daß dies nicht immer berechtigt zu sein braucht, lehrt das gleich zu erwähnende Beispiel des Zygomaticum bipartitum.

4) In den 3 bisher geschilderten Fällen ist die Ursache für die Entstehung eines überzähligen Knochens bereits in der allerersten Anlage gegeben. Neuerdings hat es aber K. Toldt jun. wahrscheinlich gemacht, daß auch bei einheitlicher erster Anlage eines Knochens sekundär, im Laufe der weiteren Entwickelung, Abtrennung eines Knochenbezirkes erfolgen kann. Genaueres siehe bei Zygomaticum. Wieweit solche Vorgänge als wirksam anzunehmen sind, bleibt noch festzustellen.

Knochen im Gebiet des Oberschädels.
(Außer Gehörknöchelchen.)

Bei der nachfolgenden speciellen Darstellung gehe ich meist von den Verhältnissen beim Menschen aus und schließe die der anderen Säuger, wenigstens der Hauptsache nach, daran an.

Knochenkomplex des Occipitale (Occipitalia und Interparietale). In der Umgebung des Foramen occipitale magnum entstehen bei den Säugern die 4 typischen Ersatzknochen: Basioccipitale, Pleuroccipitalia, Supraoccipitale. Keiner derselben greift auf die Ohrkapseln über. Die 4 Knochen verschmelzen meistens (als Pars basilaris, Partes laterales und Squama) bei erwachsenen Tieren untereinander zu einem Occipitale, doch kann die Trennung auch lange oder dauernd erhalten bleiben. Mit dem Supraoccipitale, das an dem einheitlichen Occipitale die Schuppe bildet, kann das als Deckknochen entstehende Interparietale verwachsen; alsdann wird der Supraoccipitalteil als Unterschuppe, der Interparietalteil als Oberschuppe bezeichnet.

Die Verknöcherung des Basioccipitale dehnt sich in der Schädelbasis (der Basalplatte) sehr weit nach vorn hin aus; daß ihre vordere Grenze mit der der Occipitalregion, d. h. mit der des gegliederten Abschnittes der Schädelbasis zusammenfalle, ist ganz unerwiesen. Offenbar reicht häufig der Knochen viel weiter nach vorn. Bei manchen Säugern nimmt das Basioccipitale auch an der Bildung der Condyli occipitales Anteil. Das Pleuroccipitale occupiert den Seitenteil der Occipitalregion mit dem Condylus, das Supraoccipitale das Tectum synoticum. Genaue Angaben liegen für den Menschen vor, dessen Occipitale einen aus Ersatzknochen- und Deckknochen-Komponenten zusammengesetzen Komplex darstellt. Die Verknöcherung des betreffenden Abschnittes des Chondrocraniums erfolgt nach Kölliker im Anfang des 3. Monats, und zwar mit einem Knochenpunkt in der Pars basilaris, je einem in den Partes laterales und zwei bald verschmelzenden in dem Tectum synoticum. Die letzteren bilden die Anlage der Unterschuppe, deren Ossifikation nach Toldt auch von vornherein unpaar auftreten kann. Interessant ist die Beobachtung von Bolk (1903), daß die Ossifikation auftritt in der mittleren Partie des Tectum synoticum, die nicht zur Verknorpelung kommt. Es würde sich also hier um einen Ersatzknochen handeln, dessen primordiale Knorpelgrundlage nicht mehr in ganzer Ausdehnung zur Entwickelung kommt (p. 818). Eine Ergänzung kann die Unterschuppe erfahren durch einen unpaaren, in der Mittellinie am oberen Rande des Foramen occipitale magnum auftretenden Knochenkern, das Ossiculum Kerckringii (Kerckring 1670) oder Manubrium ossis occipitalis (R. Virchow). Es entsteht in der Incisura occipitalis posterior des Tectum synoticum; Ranke's Angabe, daß an seiner Bildung Knorpel- und Hautknochen gemeinschaftlich teilnehmen, und daß die Hautverknöcherung einen primären Charakter zu tragen scheine, läßt sich sehr wohl dahin kommentieren, daß die hier zur Verknöcherung kommende Partie des Tectum ebenfalls nur partiell vor der Ossifikation verknorpelt. Bolk fand einmal einen freien Knorpelkern in dieser Partie.

Ueber die Entwickelung des Deckknochenanteils oder der Oberschuppe, die als homolog dem Interparietale der Säuger aufgefaßt wird, besteht eine ausgedehnte Litteratur, von Joh. Fr. Meckel bis heute. Nach Ranke, der neuerdings

den Gegenstand sehr ausführlich untersuchte, erfolgt die Bildung des fraglichen Knochenstückes von 4 typischen Kernen aus, in etwas komplizierter Weise. Nach den beiden Centren der Unterschuppe, die das Kernpaar I der Gesamtschuppe bilden, tritt Paar II auf, zuerst neben der Mittellinie gelagert, dann mit seinen oberen Partieen weiter lateralwärts auseinanderrückend. Die unteren Partieen verschmelzen untereinander und mit dem oberen Rand der Unterschuppe. Alsdann wird durch eine von der Seite einschneidende Spalte (Sutura mendosa) jedes der Centren II in 2 Stücke zerlegt: ein schmales unteres (Fig. 405, IIa), das als Hautknochenergänzungsstück der Unterschuppe angeschlossen ist, und ein oberes (Fig. 405, IIb), das in den Aufbau des Hauptteils der Oberschuppe eingeht. Unterdessen ist ein III. Paar von Centren aufgetreten und zwar in dem Raum, der zwischen den oberen Hälften der Centren II durch Auseinanderweichen derselben frei geworden ist. Die beiden Centren III verwachsen dann mit den oberen Hälften der Centren II zu dem Hauptteil der Oberschuppe, der auch bei Neugeborenen noch durch die jederseits einschneidende Sutura mendosa unvollkommen von der Unterschuppe und ihrem oberen Ergänzungsstück abgetrennt ist. Diese Sutur entspricht also nicht dem fötalen Trennungsspalt zwischen Ersatz- und Deckknochenanteil der Schuppe, sondern schneidet in den Deckknochenanteil ein (Bessel Hagen 1879). Sonach würde auch, wenn in abnormen Fällen die Sutura mendosa vollkommen durchschneidet, das obere abgetrennte Stück (Os epactale seu Os Incae) nicht der ganzen Oberschuppe (oder dem Os interparietale) entsprechen, sondern nur dem oberen allerdings weitaus größten Teil derselben. Totales oder partielles Erhaltenbleiben der Sutura mendosa

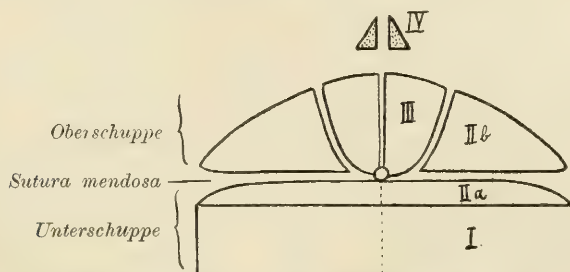


Fig. 405. Ranke's Schema der Ossificationscentren der Hinterhauptschuppe des Menschen. *I* erstes Paar (Supraoccipitale). *II* zweites Paar. *IIa* Hautknochen-Ergänzungsstück der Unterschuppe. *III* drittes Paar. *IV* viertes Paar (Spitzenknochen, Praeinterparietalia).

mit Persistenz einer oder mehrerer der Sagittalnähte läßt einzelne der typischen Komponenten selbständig bleiben und als accesorissche Elemente auftreten. Als atypische accessorische Knochenstücke kommen dann in der kleinen Fontanelle Fontanellknochen vor, und diesen zählt Ranke auch die sog. Spitzenknochen (R. Virchow; Praeinterparietalia der italienischen Autoren) zu. Es sind zwei neben der Mittellinie oberhalb des Paares III gelegene Centren, die nicht ganz selten sind und daher von früheren Autoren vielfach als typische Komponenten der Hinterhauptsschuppe beschrieben wurden. Nach Ranke sind sie aus der Reihe der principalen Elemente zu streichen. Im erwachsenen Zustand als accessorische Elemente auftretend zeichnen sie sich oft durch schöne regelmäßige symmetrische Ausbildung aus.

Die knöcherne Vereinigung der Partes laterales mit der Squama beginnt gegen Ende des 1. Lebensjahres und ist in der Mitte des 2. vollendet; ausnahmsweise erst später. Die Vereinigung der Partes laterales mit der Pars basilaris erfolgt sehr konstant im 6. Lebensjahre (Toldt). In den Fugen zwischen den Partes laterales und der Unterschuppe können Fugenknochen vorkommen (Ranke). Gegen Ende der Wachstumsperiode erfolgt die Vereinigung des Hinterhauptbeines mit dem Keilbein durch Ossifikation des Synchondrosis spheno-occipitalis. (Die ausgedehnte Litteratur über Entstehung der Hinterhauptschuppe s. bei Ranke.)

Knochenkomplex des Temporale. (Petrosum = Ossa periotica, Squamosum, Tympanicum, Entotympanicum, Tympano- und Stylo-hyale.)

Das menschliche Schläfenbein setzt sich aus mehreren verschiedenartigen Komponenten zusammen. Die Pars petromastoidea (Os petrosum)

geht aus der Ossifikation der Ohrkapsel und der Parietalplatte hervor; Squama und Pars tympanica entstehen als selbständige Deckknochen (Squamosum und Tympanicum); der Processus styloideus ist der obere ossifizierte Teil des Zungenbeinbogens (Tympano- und Stylohyale).

Petrosum (Pars petromastoidea). Die Zahl der Centra, von denen aus beim Menschen die Ohrkapsel, das anschließende Gebiet der Parietalplatte und das Tectum synoticum verknöchern, beträgt nach VROLIK 6, nach FICALBI noch mehr. Sie treten spät auf, zu einer Zeit, wo das Basioccipitale und die Pleuroccipitalia bereits wohl verknöchert sind. Nach SPEE fällt ihr Auftreten in das Ende des 5. Fötalmonats, dann wachsen sie rasch und sind gegen das Ende des 6. Fötalmonats untereinander verschmolzen. Der erste Ossifikationskern liegt an der ventral-lateralen Kapselfläche, zwischen Fen. vestibuli und Fen. cochleae (Gegend des späteren Promontoriums); er dehnt sich durch das For. jugulare hindurch an den inneren Umfang der Ohrkapsel aus. Der zweite entsteht am dorsal-lateralen Umfang des vorderen Kapselabschnittes und umfaßt vor allem die Brücke über dem Facialisaustritt, die Gegend der Crista parotica (Tegmen tympani) und den lateralen Kapselumfang bis zur Fen. vestibuli. Der dritte liegt innen an der Spitze der Cochlea, also in der Umgebung der Incisura prootica. Gleichfalls am inneren Umfang, aber viel mehr kaudal, medial von der Forsa subarcuata, tritt der 4. Punkt auf. No. 5 und 6 endlich erscheinen an der Außenfläche der hinteren Kapselabteilung; der 5. in der Gegend des hinteren Bogenganges, der 6. etwas davor. 5 und 6 dehnen sich auch in die Parietalplatte und den Anfang des Tectum synoticum aus (Pars mastoidea). — Die Untersuchung mehrerer Säuger ergab in einzelnen Punkten Uebereinstimmung, in anderen Differenzen (Fehlen mancher Centra, Vorhandensein anderer), so daß es noch nicht feststeht, ob bei den Säugern die Zahl und Lage der Knochenpunkte der Pars petromastoidea konstant ist. (FICALBI giebt für Schwein, Schaf, Mensch etwas mehr Ossifikationspunkte an als VROLIK.) Daher läßt sich auch, wie VROLIK mit vollem Rechte betont, noch nicht sagen, welche der 6 Territorien bereits von niederen Vertebraten vererbt und daher bestimmten Knochen von diesen zu homologisieren sind. (HUXLEY beschrieb seinerzeit nur 3 Ossifikationscentra, als Prooticum, Opisthoticum, Epioticum; nach VROLIK entspricht das Prooticum dem 2., 3., 6., das Opisthoticum dem 1. und 4., das Epioticum dem 5. Centrum VROLIK's.)

In großer Ausdehnung treten auch Verknöcherungen im Inneren der knorpeligen Ohrkapsel auf. BOETTCHER (1869) betont als fundamentale Thatsache, daß die knöcherne, auch bei erwachsenen Individuen aus dem Felsenbeine ausschälbare Labyrinthkapsel nicht durch Ossifikation der Knorpelkapsel, sondern aus dem ursprünglichen intracapsulären Bindegewebe entstehe, und ebenso der Modiolus, die Lamina modioli und die Lamina spiralis ossea (Untersuchungen an Schafembryonen). KÖLLIKER (1879) bezeichnet die Verknöcherung der inneren Labyrinthkapsel als eine vom Innenperiost der Ohrkapsel ausgehende, die sich weiter auf das Bindegewebe im Innern ausdehnt und so die oben erwähnten Bildungen und auch den Grund des Meatus auditorius internus liefert.

Canalis caroticus. Ein knorpelig geschlossener Canalis caroticus besteht nie; die Carotis interna liegt anfangs an der Ventralfläche des vorderen Teiles der

Pars cochlearis der Ohrkapsel. Bei der Verknöcherung derselben bildet sich für die Arterie zuerst eine Rinne, und diese wird dann durch Verwachsen der Ränder zum Kanal geschlossen. Zur Zeit der Geburt ist der Kanal (beim Menschen) in seiner Mitte vollendet, und von hier aus findet dann nach beiden Seiten hin der knöcherne Verschluß statt (RÜDINGER, MOLDENHAUER). Auch das Septum des Canalis musculotubarius ist nicht knorpelig präformiert und entsteht erst bei der Ossifikation.

Squamosum. Das Squamosum der Säuger und des Menschen entsteht als Deckknochen am lateralen Umfang der Ohrkapsel (Fig. 406); bei vielen Säugern bleibt es als getrennter Knochen erhalten, beim Menschen verschmilzt es mit dem Petrosum und dem Tympanicum. Zwischen dem Squamosum und der Mandibula bildet sich das Kiefergelenk aus, an der Gelenkfläche des Squamosums tritt sekundär Knorpel auf (s. Kiefergelenk). Für die Annahme, daß in den Aufbau des unteren Abschnittes des Squamosums das Quadratum der Sauropsiden eingegangen sei, lassen sich entwickelungsgeschichtliche Gründe nicht beibringen.

Beim Menschen verknöchert die Schläfenbeinschuppe (das Squamosum) von 3 Punkten aus. Der zuerst auftretende entspricht dem Jochfortsatz, der zweite folgt bald darauf und bildet den größten Teil der eigentlichen Schuppe, der dritte ergänzt dieselbe an ihrem hinteren unteren Ende. Sie erscheinen in der 10. bis 11. Woche und sind um die Mitte des 4. Embryonalmonats untereinander verschmolzen (TOLDT, ähnlich RAMBAUD u. RENAULT). Gegen Ende der Fötalperiode beginnt das Squamosum mit dem Tympanicum zu verschmelzen, bald darauf erfolgt auch die Verbindung mit dem Petrosum. — Die wichtigsten Varietäten beim Menschen sind: Teilung des Squamosums in ein oberes und ein unteres Stück durch eine Sutura horizontalis, Teilung in ein vorderes und ein hinteres Stück durch eine Sutura verticalis; Vorhandensein eines Proc. frontalis, der die Schläfenbeinschuppe mit dem Frontale verbindet. Diese letztere Besonderheit wird beim Keilbein besprochen werden; für die beiden erstgenannten wird das normale Vorhandensein mehrerer Ossifikationscentra verantwortlich gemacht. — Nahtknochen in der Schuppennaht kommen vor. — Vom vergleichenden Standpunkt ist die Anteilnahme des Squamosums an der Begrenzung des Cavum cranii bemerkenswert, die bei Reptilien noch fehlt und erst bei Vögeln zu konstatieren ist. Sie steht im Zusammenhang mit der basalen Lagerung und geringen Größe der Ohrkapseln bei den Säugern, die von dem stark vergrößerten Gehirn überwachsen werden. Das Cavum cranii erhält infolge dessen neue Wände, zu deren Herstellung auch das Squamosum, das bei den Reptilien keinen Anteil daran hatte, herangezogen wird (GAUPP 1900).

Tympanicum. Das Paukenbein entsteht als Deckknochen am lateral-ventralen Umfang des MECKEL'schen Knorpels (Fig. 406) und bleibt bei vielen Säugern als getrennter Knochen bestehen.

Beim Menschen wird das Tympanicum anfangs des 3. Monats ventral-lateral vom MECKEL'schen Knorpel vor dem Hammer als einheitlicher Deckknochen angelegt (BROMAN). Die nach abwärts und innen gerichtete Spitze wächst dann erst in der genannten Richtung und dann nach hinten hin aus (Fig. 403, 404), folgt dabei dem Rande der Membrana tympani und umkreist den Hammer von vorn und unten, um hinter ihm sich wieder aufwärts zu krümmen. So kommt der Anulus tympanicus zu stande, den auch der Neugeborene zeigt. Im Laufe des 10. Embryonalmonats verwächst derselbe nach TOLDT zuerst an seinen Enden mit der Schuppe und dann auch an seinem unteren Teil mit der Pyramide. Schon in den ersten Monaten nach der Geburt beginnt die Apposition neuer Knochensubstanz medial- wie lateralwärts, wodurch der anfangs schmale Anulus zu der breiten Platte wird. Bei manchen Säugern bildet das Tympanicum die Bulla tympanica, an deren Konstituierung aber auch andere Knochen teilnehmen können. — Durch die Verwachsung des Tympanicum mit dem Petrosum und Squamosum kommen Teile, die ursprünglich außen von der Ohrkapsel lagen, in einen von Knochen begrenzten Raum, die Paukenhöhle, zu liegen. Die Fissura petrotympanica bleibt als Spalte zwischen dem Tympanicum und der Crista parotica (dem Tegmen tympani) bestehen und leitet die Chorda tympani aus der Paukenhöhle heraus. Sie entspricht auch der Stelle, wo Anfangs der MECKEL'sche Knorpel vom Gelenkende (dem Hammer) aus zum Unterkiefer zog.

Was die Homologie des Tympanicums anlangt, so wird dafür häufig das Paraquadratum der Amphibien (Quadratojugale der Reptilien) in Anspruch genommen;

ich selbst habe diese Homologie (1894) vertreten und die abweichende Lage des Knochens zum Quadratum (Incus) aus der Verschiebung des letzteren nach rückwärts zu erklären gesucht. Der auf Grund des ontogenetischen Verhaltens viel näher liegende Gedanke, daß das Säugertympanicum auch phylogenetisch ein Deckknochen des Meckel'schen Knorpels ist, wird neuerdings von van Kampen (1904) ventiliert. Der genannte Autor führt das Supraangulare der Reptilien als Ver-

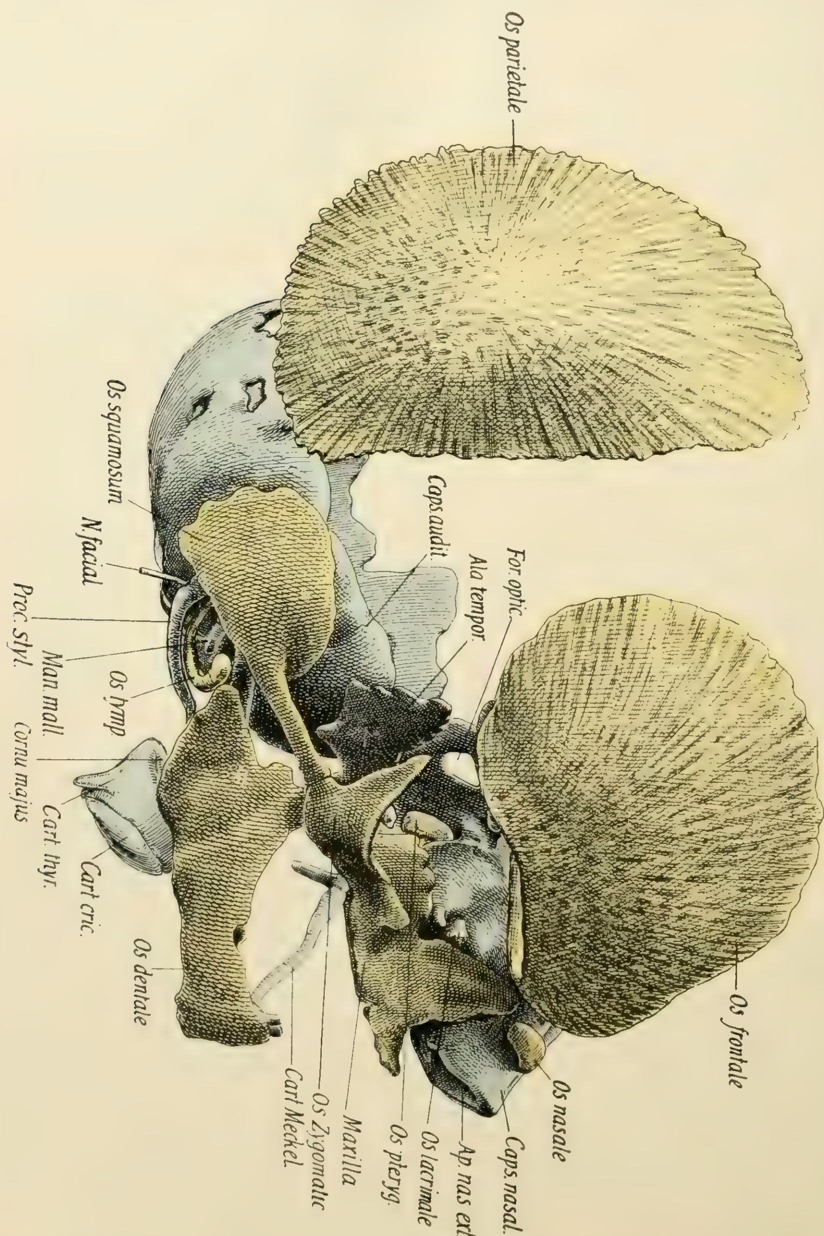


Fig. 406. Dasselbe Modell wie Fig. 398, mit Deckknochen der rechten Seite. Von rechts.

gleichsobjekt an. Diese Vorstellung hat manches für sich und verdient weiter geprüft zu werden. Der Hinweis v. KAMPEN's darauf, daß das Tympanicum manchmal mit dem Malleus (dem Articulare) verschmilzt — Monotremen — spricht vielleicht zu ihren Gunsten. — Daß dagegen das Tympanicum nicht dem Quadratum homolog ist, ist sicher.

Entotympanicum (Os bullae, Metatympanicum). Das bei manchen Säugern vorhandene Entotympanicum fand WIŃCZA bei der Katze und bei einer Fledermaus knorpelig präformiert, doch hing der Knorpel mit dem Primordialcranium nicht zusammen. PARKER beschreibt den Knochen beim Schwein als bindegewebig präformiert.

Genaueres über das Verhalten des Entotympanicum siehe bei v. KAMPEN (1904). Der Knochen ist bei Vertretern verschiedener Ordnungen beschrieben worden: Marsupialiern, Insectivoren, Chiropteren, Xenarthra, Manidae, Carnivoren und Ungulaten. Ob es sich bei der knorpeligen Präformation um sekundäre Knorpelbildung handelt, ist einstweilen mit Sicherheit nicht zu sagen, aber wahrscheinlich; die Rückführung des Knochens auf den Anulus tympanicus der Anuren (WIŃCZA) ist wohl ganz unmöglich. v. KAMPEN faßt den Knochen als eine Neuerwerbung der Säuger auf; in Fällen, wo er als selbständiges Element fehlt, glaubt er ihn durch fusion primordiale mit dem Tympanicum verschmolzen.

Tympanohyale und Stylohyale. Das obere mit der knorpeligen Ohrkapsel verschmolzene Ende des Zungenbeinbogens verknöchert und verbindet sich beim Menschen mit dem Petrosum und dem Tympanicum. Der frei hervorstehende Teil bildet den Proc. styloideus beim Menschen. (S. u.: Canalis facialis, sowie: Verknöcherungen des Hyobranchialskeletts.)

Canalis facialis, Eminentia stapedia. Der definitive Canalis facialis des Menschen läßt 3 Abschnitte unterscheiden, von denen aber nur der erste (vom Por. acust. int. bis zur Gegend des Facialisknies) dem kurzen, im Chondrocranium befindlichen primären Kanal entspricht. Embryonal verläuft der Nerv, nachdem er aus dem Orificium externum dieses kurzen Kanals ausgetreten ist, am lateralen Umfang der Ohrkapsel, unter der Crista parotica und über der Fen. vestibuli, resp. über dem Stapes, rückwärts, biegt hinter der Fenestra nach abwärts um und läuft am medialkaudalen Umfang des Proc. styloideus weiter ventralwärts. Von den Aesten des Anfangsteiles geht der N. petrosus superficialis major (= N. palatinus niederer Vertebraten) sofort am Orificium externum des primären Kanals ab und läuft (manchmal durch eine schon im Knorpelstadium abgetrennte Oeffnung, Hiatus spurius) am lateralen Umfang des P. cochlearis der Ohrkapsel nach vorn. Die Chorda tympani trennt sich vom Stamm hinter dem Proc. styloideus und läuft, indem sie diesen Fortsatz von außen umschlingt, nach vorn, ohne in einen Kanal eingeschlossen zu sein. Erst bei der Ossifikation werden der mittlere und der dritte Abschnitt des Facialkanals gebildet. Es verknöchert die laterale Wand der Ohrkapsel, der der Nerv in einer Rinne anliegt, und im Anschluß daran verwachsen auch die Ränder dieser Rinne knöchern. Bei vielen Tieren (Hund, Katze, Kaninchen, Hase, Wanderratte) ist die Umwachsung des Nerven entsprechend der zweiten Kanalabteilung keine vollständige. Das Foramen stylomastoideum des Menschen bildet sich hinter der Stelle, wo der mit der Ohrkapsel verwachsene Zungenbeinbogen aus der absteigenden Richtung in die nach vorn gehende umbiegt. Das oberste Stück des Zungenbeinbogens wird durch die den Nervus facialis umwachsende Knochenscheide von dem letzteren getrennt (SPEE). Die Entwickelung des Canaliculus chordae tympani wurde genauer noch nicht verfolgt; aus Angaben von SPEE geht hervor, daß der Anfangsteil (erst nach der Geburt) im Anschluß an den Facialiskanal durch knöcherne Umwachsung der Chorda gebildet wird, während der anschließende Teil auf der Grenze des Petrosums und der Squama ausgespart bleibt. (Ueber die Bildung des Facialiskanals s. JOSEPH 1866 und besonders VROLIK 1873; auch RÜDINGER 1876 und GEGENBAUR 1876.)

In Zusammenhang mit der Knochenwand, die den unteren Teil des Canalis facialis abschließt, entsteht auch die Eminentia stapedia: zwei dünne Knochenlamellen bilden sich um den Muskel und verwachsen bis auf die persistierende Oeffnung (RÜDINGER).

Knochenkomplex des Os sphenoidale (Basisphenoid, Präsphenoid, Alisphenoidea mit Intertemporalia, Orbitosphenoidea und sogenannte Pterygoidea [wahrscheinlich den Seitenteilen des Parasphenoids entsprechend]).

Das Keilbein des Menschen geht in der Hauptsache aus der von mehreren Centren aus erfolgenden Ossifikation des Chondrocraniums in der Orbito-temporalregion hervor, die sich auch etwas auf das Septum nasi fortsetzt, dazu kommen jederseits ein als Os pterygoideum bezeichneter Deckknochenanteil und ein Intertemporale. Beim Menschen ist die Verwachsung der einzelnen Komponenten eine vollständige und verhältnismäßig früh (bei oder bald nach der Geburt) beendete; bei den übrigen Säugern bleiben häufig ein hinterer und ein vorderer Komplex als hinteres und vorderes Keilbein, sowie der erwähnte Deckknochenanteil lange Zeit oder dauernd selbständig. Die sog. Conchae sphenoidales, die beim erwachsenen Menschen als Teile des Keilbeins erscheinen, gehen aus der Verknöcherung der hintersten Kuppeln der Nasenkapseln hervor und erlangen erst sekundär ihre Verbindung mit dem Keilbein. Sie werden beim Ethmoidale geschildert werden.

Die speciellen Vorgänge beim Menschen sind besonders von Hannover, Toldt, Sutton untersucht worden und gestalten sich — hauptsächlich nach Sutton — folgendermaßen. In der 8. Woche erscheinen rasch hintereinander folgende Knochenkerne: 1) Alisphenoide (Ossifikation der Ala temporalis), 2) mediale Basisphenoidkerne (nebeneinander im Boden der Sella turcica), 3) laterale Basisphenoidkerne (im Gebiet des Sulcus caroticus und der Lingula, also in dem sog. Proc. alaris, jederseits), 4) innere Lamellen der Flügelfortsätze (sog. Pterygoide). Während des 3. Monats verschmelzen die medialen Besisphenoidkerne erst unter sich und dann mit den lateralen Kernen. So entsteht der Körper des hinteren Keilbeins. Im 3. Monat erscheinen dann noch: 5) Orbitosphenoide (Ossifikation der Ala orbitalis jederseits, lateral vom For. opticum beginnend), 6) Präsphenoide (nebeneinander im basalen Knorpel, medial vom For. opticum jederseits). Im 4. Monat verschmelzen die Orbitosphenoide mit den Präsphenoiden, und die inneren Lamellen der Flügelfortsätze mit den Alisphenoiden. Im 7. Monat beginnen die Präsphenoide mit dem Körper des hinteren Keilbeins zu verschmelzen, im 8. Monat verschmelzen die Präsphenoide untereinander (zum Körper des vorderen Keilbeins); während des ersten Jahres nach der Geburt verschmelzen die Alisphenoide mit den Körper des hinteren Keilbeins. Dabei verbreitert sich die Wurzel des Alisphenoids nach vorn und nach hinten hin (genauere Angaben hierüber fehlen), und es kann vorn, entsprechend der Grenze von Basi-, Ali- und Präsphenoid zur Abtrennung des innersten Winkels der primären Fissura orbitalis superior durch eine Knochenbrücke kommen: Canalis craniopharyngeus lateralis (Sternberg). Beim kindlichen Keilbein des Menschen ist er in Ausnahmefällen, bei vielen Säugern als Regel vorhanden und bietet manche Besonderheiten der Ausbildung. — Von den Alisphenoiden aus verknöchern auch die äußeren Lamellen der Flügelfortsätze. Von den Basisphenoidkernen aus dringt die Verknöcherung rückwärts in den vordersten Teil der Basalplatte und die Sattellehne vor. Letztere ist bei der Geburt noch knorpelig; der Knorpel, der sie bildet, hängt mit dem spheno-occipitalen Fugenknorpel zusammen, der gewöhnlich zwischen dem 16. und 20. Lebensjahre ossificiert (Toldt). Ueber das Verhältnis dieser Fuge zur Chorda dorsalis wurde schon gehandelt. Der von Landzert beschriebene Canalis craniopharyngeus medius, der das Basisphenoid durchsetzt und beim erwachsenen Menschen sehr selten, beim Neugeborenen etwas häufiger vorkommt, wird wohl mit Recht auf den embryonalen Hypophysengang und die Lücke, die dieser im Anlagegewebe der Schädelbasis bewirkt (Fenestra hypophyseos) bezogen. Auch bei anderen Säugern ist er hin und wieder vorhanden, beim Kaninchen stets (Landzert, Suchannek, Romiti, Maggi, Rossi, Sokolow, Le Double, Kollmann u. A.). — Das Praesphenoid (Körper des vorderen Keilbeins) läßt Hannover im Gegensatz zu Toldt und Sutton nicht aus einem, sondern aus zwei Paaren von Knochenkernen hervorgehen, einem vorderen und einem hinteren. Reste der intersphenoidalen Knorpelfuge (zwischen den Körpern des vorderen und hinteren Keilbeins) findet Toldt konstant bis ins spätere Kindesalter. Vom Präsphenoid aus verknöchert auch der hinterste Teil des Nasenseptums als Crista sphenoidalis und Rostrum sphenoidale. Der Körper des jugendlichen Keilbeins besteht ganz aus spongiöser Knochensubstanz; erst nachdem mit seiner Vorder- und Unterfläche die Concha sphenoidalis verwachsen ist, beginnt (etwa im 9. bis 12. Lebensjahr) der Sinus terminalis der Nasenhöhle, der bis dahin von der Concha umschlossen war, sich auszudehnen und als Sinus sphenoidalis in den Keilbeinkörper hineinzuwachsen, den er in wechselnder Ausdehnung aushöhlt. In der Mittellinie bleibt ein Septum bestehen.

Intertemporale. Der obere Rand des Alisphenoids erfährt eine Ergänzung durch eine Knochenpartie, die ohne knorpelige Vorbildung ist (HANNOVER 1880). Sie wurde von SUTTON und RANKE als konstant bestätigt und von letzterem Os intertemporale genannt. Dieses „Hautknochenergänzungsstück“ (RANKE) kann selbständig bleiben (Os epiptericum Aut.) oder abnormerweise, statt mit der Ala magna, mit der Schläfenschuppe (als Stirnfortsatz der Schläfenschuppe) oder mit dem Stirnbein (als Schläfenfortsatz des Stirnbeins) verschmelzen. Beim Orang und Hylobates liegen die Dinge ähnlich wie beim Menschen, bei Gorilla und Schimpanse wie bei manchen niederen Säugern (Nager, Dickhäuter, Einhufer) ist der Stirnfortsatz der Schläfenschuppe das gewöhnliche Vorkommen. Die Bedeutung des Intertemporale verlangt neue Untersuchung.

Die sog. mediale Lamelle des Flügelfortsatzes, die bei vielen Säugern zeitlebens selbständig bleibt und als Os pterygoides aufgefaßt wird, ist bei einer Anzahl von Säugern knorpelig präformiert (Katze, nach WINCZA; Talpa, Macacus, nach FISCHER; auch beim Menschen fanden HANNOVER und Graf SPEE Knorpel in der Anlage). Der Knorpel entsteht (Katze, Maulwurf) selbständig, außer Zusammenhang mit dem Primordialcranium. In Anbetracht dieses letzteren Umstandes und des weiteren, daß andere Autoren (BRUCH, KÖLLIKER, PARKER, BONNET) nur von der Deckknochennatur des Knochens sprechen, liegt die Vermutung nahe, daß es sich hier um einen Fall von sekundärer Knorpelbildung wie im Dentale handelt. Die Topographie (speciell das Verhalten zu der Ala temporalis und dem N. petrosus superficialis major, d. h. dem N. palatinus niederer Vertebraten), sowie die Existenz eines anderen, dem Reptilienpterygoid gleichenden Knochen bei den Monotremen lassen die Berechtigung der Bezeichnung Os pterygoides als sehr zweifelhaft erscheinen, weisen dagegen auf den lateralen Abschnitt des Parasphenoids als das in Frage kommende Vergleichsobjekt hin.

Os ethmoidale und Conchae sphenoidales. Das Ethmoidale geht aus der Verknöcherung des hinteren Teiles des knorpeligen Nasengerüstes hervor; Deckknochenbildung nimmt daran, soweit bekannt, keinen Anteil. Die Verknöcherung beginnt in den beiden Seitenteilen sowie im Septum selbständig, so daß zeitweise 3 getrennte Knochen vorhanden sind. Die Lamina transversalis posterior verknöchert zur sog. Schlußplatte, die den Ductus nasopharyngeus vom hinteren Teil der Regio olfactoria scheidet und bei Quadrupeden in Zusammenhang mit dem Siebbein steht. Beim Menschen verknöchert die ganze hintere Kuppel der Nasenhöhle selbständig als Ossiculum Bertini. Die Cellulae ethmoidales werden beim Menschen zum Teil erst durch den Ossifikationsprozeß abgekammert.

Beim Menschen beginnt nach TOLDT die Verknöcherung jederseits in der Seitenwand der Nasenkapsel (als Lamina papyraca) im 6. Fötalmonat, von da schreitet sie (im 7. und 8. Monat) auf die Lamellen des Labyrinths fort und ergreift gegen Ende der Fötalperiode auch die Balken der Lamina cribrosa. Entsprechend den von PETER (Bd. 2) geschilderten Schleimhautverwachsungen treten auch knöcherne Brücken zwischen den Muscheln auf und kammern die Cellulae ethmoidales voneinander ab. Die Basallamellen der Muscheln, die in Verbindung mit der Lamina papyracea stehen, werden ebenfalls zu Scheidewänden zwischen den sich ausweitenden Zellen. Erst in der 2. Hälfte des 1. Lebensjahres beginnt (selbständig) die Ossifikation im oberen Teile des Septums (Lam. perpendicularis) und der Crista galli, und es erfolgt alsdann die Vereinigung der drei bisher getrennten Stücke (der 2 Labyrinthe nebst den zugehörigen Siebplattenhälften und der Lamina perpendicularis) zu einem einheitlichen Knochen. TOLDT findet diese Vereinigung schon bald nach dem Auftreten der Septalverknöcherung, KÖLLIKER und Graf SPEE geben sie erst für das 6. Lebensjahr an. Im 2. Lebensjahr treten noch ein accessorischer Kern im obersten Teil der Crista galli auf, sowie zwei weitere im vorderen Teil der Lamina cribrosa. Die Verknöcherung der Lamina perpendicularis schreitet sehr langsam von oben nach unten vor.

Aus der Verknöcherung der hinteren Kuppel einer jeden Nasenkapsel geht das Ossiculum Bertini (die Concha sphenoidalis) hervor. Die Ossifikation beginnt im 5. Embryonalmonat in der medialen (paraseptalen) Wand der Kuppel; im 7. bis 8. Monat tritt ein weiteres Ossifikationscentrum in der lateralen Wand auf, endlich kommen dazu noch Ossifikationsherde, die im bindegewebigen Boden der Kuppel entstehen und gegen Ende des Embryonallebens untereinander und mit den anderen Centren verschmelzen. (Ob es berechtigt ist, diese als Deckknochen

aufzufassen, bleibe dahingestellt; da sie an der Stelle entstehen, wo bei Säugern die knorpelig präformierte Lamina transversalis posterior ossifiziert, könnte es sich um Ersatzknochenbildung mit Unterdrückung der knorpeligen Grundlage handeln.) Vom 1. bis 3. Lebensjahr ist jeder Terminalsinus fast allseitig durch eine vollständige und selbständige Knochenkapsel umschlossen, die sich nur vorn in den Raum der Nasenkapsel öffnet. Sie liegt an der Unterfläche des vorderen Keilbeinkörpers zur Seite der Crista sphenoidalis und des Rostrum sphenoidale, die aus der Ossifikation des hintersten Abschnittes des Septum nasi hervorgegangen sind, durch Bindegewebe mit diesen Teilen verbunden. Vom 4. Lebensjahr an schwinden durch Resorption alle Wände mit Ausnahme der unteren und der Umgebung der Kommunikationsöffnung mit der Nasenkapsel, so daß nun das vordere Keilbein und sein Rostrum an der Begrenzung des Sinus terminalis Anteil gewinnen. Alsdann verschmilzt (im 4. Lebensjahr) das Knochenstück mit dem Ethmoidale. Erst später (9. bis 12. Lebensjahr) verschmilzt es auch mit dem Keilbein. Alsdann weitet sich der Endsinus in das spongiöse Keilbein hinein aus und wird so zum Sinus sphenoidalis, der beträchtliche Dimensionen annehmen kann (Cleland, Toldt).

Concha inferior (Maxilloturbinale). Verknöchert selbständig; beim Menschen nach Toldt im 7. Monat (nach Graf Spee schon im 5.).

Praenasale. Beim Schwein und einigen anderen Säugern verknöchert die vorderste Partie des Nasenseptums als Praenasale. (Der unzweckmäßige Name wäre besser durch einen anderen, z. B. Telethmoidale, zu ersetzen.)

Parietale. Das Parietale entsteht als Deckknochen auf der Parietalplatte und der Commissura orbito-parietalis, wo eine solche ausgebildet ist. Beim Menschen und bei den Affen, wo sie fehlt, stützt sich nur der hintere Teil des Parietale auf die Parietalplatte, während der vordere keine Beziehungen zu knorpeligen Teilen besitzt.

Das Parietale beginnt in der 10. Fötalwoche zu ossifizieren. Nach Toldt entsteht ein weitmaschiges Netz zarter Knochenbälkchen, in dem sich im Laufe der 11. und 12. Woche zwei übereinander gelegene dichtere Centren ausbilden. Von jedem derselben strahlen die Knochenbalken radiär aus. Im Laufe des 4. Monats verschmelzen beide Centren mehr und mehr, an der Stelle der früheren Grenze bildet sich später der Scheitelhöcker aus. Staurenghi, Bianchi und Ranke vermochten sogar bei jungen Embryonen die völlig getrennte Anlage beider Centren zu konstatieren; möglicherweise kommen individuelle Variationen vor (Schwalbe). Eine noch größere Anzahl von Centren (3 oder 4, von Maggi angegeben) ist bisher unbestätigt. Das Os parietale bipartitum mit Horizontalnaht erklärt sich am einfachsten aus der Annahme, daß abnormerweise die Vereinigung beider Centren unterbleibt. Nach Schwalbe ist unter den dabei in Betracht kommenden Bedingungen mit großer Wahrscheinlichkeit ein pathologisches Moment, eine im embryonalen Leben auftretende Hydrocephalie, verantwortlich zu machen. (Die Litteratur über diesen Gegenstand sowie über sonstige Varianten des Scheitelbeins, auch bei Anthropoiden, siehe bei Schwalbe.)

Das sog. Tentorium osseum, das bei bestimmten Gruppen der Säugetiere (z. B. vieler Carnivoren) konstant vorkommt, entsteht nach Bayer unabhängig vom echten Tentorium cerebelli an der inneren Schädelwand entweder vor dem Interparietale oder an dem hinteren Rande des Parietale, ist aber später immer nur mit dem Parietale verwachsen. An seiner vorderen Fläche liegt dann das durch die wachsenden Hemisphären heruntergedrängte Tentorium cerebelli, das in keinem Falle ossificiert. Die Bildung ist in ihrer Herkunft und Bedeutung noch räthselhaft.

Interparietale. Entsteht als selbständiger Deckknochen, bleibt aber nicht immer frei, sondern kann mit den Parietalia oder dem Occipitale verschmelzen. Beim Hunde entsteht es aus einem Kern, bei anderen Säugern (Nager, Wiederkäuer, Pferd) aus zwei Seitenhälften (Stannius). Beim Schwein, wo es inkonstant ist, ist es nach Forster auffallenderweise knorpelig präformiert; das betr. Knorpelstück entsteht als Fortsatzbildung am vorderen Rande des Tectum synoticum, verliert aber später seine Verbindung mit diesem. Dieser Befund fordert zu neuen vergleichenden Untersuchungen auf.

Schwalbe (1899) stellte für die Katze fest, daß es bei ein und derselben Species bald frei bleiben, bald mit dem Occipitale, bald mit den Parietalia, in letzterem

Falle vollständig oder unvollständig verwachsen kann. Es ist ein typisches Skelettstück des Säugerschädels. (Ueber seine Beteiligung an dem Aufbau des Occipitale siehe bei diesem.)

Frontale (Fig. 397, 406). Das Frontale bildet sich als paariger Deckknochen jederseits über dem oberen Rande der Ala orbitalis, über der Cartilago spheno-ethmoidalis und dem hinteren Teil des Nasenkapseldaches, vor der Fenestra olfactoria.

Beim Menschen erscheint nach Toldt die erste Anlage eines jeden der beiden Stirnbeine zwischen der 7. und 8. Fötalwoche. Seiner Lage nach entspricht das Centrum dem späteren Tuber frontale. Von der ersten, oberflächlich gelegenen Platte aus entsteht in der 9. Fötalwoche die Pars orbitalis. Weitere selbständige Centra stellt Toldt in Abrede; andere Autoren (Rambaud et Renault, Jhering, Spee) beschreiben noch einen Kern für die Spina nasalis seitlich vom Foramen caecum, einen für die abwärts von der Spina trochlearis gelegene Partie der Pars orbitalis, einen für die Gegend des Proc. zygomaticus (ist für ein Postfrontale gehalten worden) und einen für den hintersten Teil der Pars orbitalis. Letzterer kann einen selbständigen Schaltknochen zwischen dem kleinen Keilbeinflügel, der Pars orbitalis des Stirnbeins und dem Siebbein erzeugen (Hyrtl, Spee). Die erste Andeutung der Sinus frontales ist nach Toldt gegen Ende des 1. Jahres zu bemerken; ihre Ausbildung macht anfangs nur sehr langsame, erst vom 11. bis 12. Lebensjahre an etwas raschere Fortschritte.

Die Verwachsung beider Stirnbeine untereinander erfolgt beim Menschen der Regel nach in der 2. Hälfte des 1. Lebensjahres, kann aber auch unterbleiben. Die Naht, die die beiden Stirnbeine im fötalen Leben und in der ersten Zeit nach der Geburt voneinander trennt (Sut. frontalis), zeigt manchmal, näher der Nasenwurzel, eine als Fontanella metopica s. medio-frontalis bezeichnete Erweiterung, von der verschieden gestaltete Reste erhalten bleiben können. Auch ein Fontanellenknochen (Os metopicum) kann sich in der Fontanelle bilden, sowohl beim Menschen wie bei verschiedenen Säugern (Maggi). Außer der Fontanella metopica können auch die übrigen Abschnitte der Sutura frontalis Sitz von Schaltknochen werden. (S. über die Fontanella metopica und ihre Bildungen, sowie über den supranasalen Teil der Stirnnaht besonders die Arbeiten von Schwalbe 1901; ferner Fischer 1901.) Bei den meisten Säugern bleibt die Stirnnaht erhalten.

Die Stirnzapfen der Cavicornia, wie die Geweihe der Cervicornia sind Fortsatzbildungen des Frontale, die ein gewisses Interesse beanspruchen wegen der an ihnen zu beobachtenden Ossifikationsvorgänge. An der Spitze des sich bildenden Fortsatzes entsteht nicht ohne weiteres echter Knochen, sondern zunächst eine dünne Schicht eines Gewebes, das früher für hyalinen Knorpel gehalten wurde, aber, da es beim Kochen kein Chondrin, sondern Glutin giebt, auf diese Bezeichnung keinen berechtigten Anspruch hat (Robin et Herrmann; auch Landois hat schon die Knorpelnatur bestritten). Die Grundsubstanz dieses Vorknochens (substance préosseuse, R. et H.) ist homogen oder feinkörnig und stellenweise streifig, ihre zahlreichen Hohlräume enthalten Osteoblasten. Nach R. et H. wandelt sich die Grundsubstanz zu Knochen um, während die eingeschlossenen Zellen zu Knochenzellen werden; dagegen findet H. Müller (1863), daß es sich auch hier um Einschmelzung der erwähnten Substanz und Neubildung von Knochen vom Periost und von den eingeschlossenen Osteoblasten aus handele. Schaffer stimmt ihm bei. Die Annahme, daß jene Substanz echter Knorpel sei, veranlaßte die Auffassung, daß hier ein Fall von metaplastischer Knochenbildung vorliege (Lieberkühn, Gegenbaur 1865, Kölliker 1867, Kassowitz 1877).

Lacrimale (Fig. 406). Das Lacrimale entsteht als Deckknochen auf der Seitenwand des hintersten Abschnittes der knorpeligen Nasenkapsel, über und hinter dem Maxillare.

Bei Quadrupeden läßt es meist eine Pars facialis und eine P. orbitalis unterscheiden, häufig umschließt es auch den Ductus nasolacrimalis. Konstant ist diese Beziehung nicht. Fehlen des Knochens oder Verwachsung mit anderen ist für einzelne Ordnungen typisch und Zeichen regressiver Metamorphose des Knochens. Beim Menschen beginnt die Verknöcherung am Ende des 2. Monats; zuerst ossifiziert die Facies lacrimalis, dann die Crista mit Hamulus, zuletzt die Facies orbitalis. Erst nach der Geburt ist der Knochen fertig gebildet (Macalister). Er zeigt viele Varietäten (s. die genauen Zusammenstellungen von Macalister, Graf Spee und Zabel). Starke Entwickelung des Hamulus läßt diesen auch an der Oberfläche des Schädels zu Tage treten, während der Regel nach der Knochen auf die Orbita beschränkt ist (Gegenbaur). Der Hamulus kann selbständig verknöchern und beim

Erwachsenen einen überzähligen Knochen bilden. Andererseits kann er ebenso wie die Crista sehr schwach zur Ausbildung kommen. Auch Perforationen, Nahtbildungen und Zerfall, die auf mehrfache Ossifikationscentra hinweisen, Verwachsung mit anderen Knochen, rudimentäre Entwickelung und gänzliches Fehlen des Knochens kommen vor. In seiner Umgebung finden sich manchmal überzählige Knöchelchen, hauptsächlich wohl als Nahtknochen entstanden. Durch seine Lagebeziehung zur Nasenkapsel gleicht der Knochen dem Praefrontale der Saurier, nicht aber dem unbedeutenden Lacrimale derselben. Die Homologiefrage ist daher aufs neue zu prüfen; die Beziehung zum Thränennasengang ist von untergeordneter Bedeutung.

Nasale (Fig. 397, 406). Das Nasale bildet sich als Belegknochen auf dem Dach der knorpeligen Nasenkapsel. Letztere geht unter ihm in der Folge mehr oder minder vollständig zu Grunde.

Beim Menschen verknöchert es nach Toldt in der 12. Woche; der Schwund des Knorpels unter ihm tritt erst nach der Geburt ein (Graf Spee). Ueber Varietäten s. Graf Spee. Von überzähligen Knochen in der Umgebung des Nasale seien erwähnt: Fontanellknochen zwischen Nasale, Frontale, Lacrimale, Maxillare; Nahtknochen in der Frontonasalnaht, Knochen am unteren Rand des Nasale neben der Mittellinie, Knochen ebenfalls am unteren Rande, aber lateral, neben dem Oberkiefer. Letzterer wird von Valenti als Rest des aufsteigenden Zwichenkieferfortsatzes der Quadrupeden gedeutet (Septomaxillare?).

Vomer. Der Vomer entsteht am ventralen Rande des Septum nasi und umfaßt die unterste Partie desselben mit zwei aufsteigenden platten Fortsätzen. Eine wirklich paarige Anlage scheint bei niederen Säugern bisher nicht beobachtet zu sein, wird aber für den Menschen angegeben (Kölliker, Toldt, Graf Spee). Die beiden Anlagen treten hier am ventralen Septumrand im 3. oder 4. Monat auf, verwachsen bald, und von hier aus entwickelt sich die absteigende Platte. Auf kurze Strecken liegt der Vomer bei den Säugern auch zwischen den beiderseitigen Cartilagines paraseptales, doch tritt diese Beziehung gegenüber der zum Septum zurück.

Nach Sutton (1884) entsteht der Vomer des Menschen nur von einem Kern aus und ist nicht mit den verschmolzenen Vomeres der niederen Vertebraten zu vergleichen, sondern entspricht dem Parasphenoid der Fische und Amphibien. Die Vomeres der letzteren seien in den Palatinfortsätzen der Maxillaria superiora zu suchen. Die letztere Ansicht ist sicher falsch; die erstere (die auch von Broom geteilt wird) hat beim ersten Anblick manches Bestechende, verliert aber beim genaueren Zusehen an Glaubwürdigkeit. Wahrscheinlich ist die alte Homologisierung richtig, nach der der Säuger-Vomer den beiden Reptilien-Vomeres entspricht.

Incisivum. Bei Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Carnivora, Artiodactyla legt sich, nach Schwink, das Incisivum in der Regel einheitlich an; es verknöchert zuerst der Körper und dann von diesem aus die Fortsätze. In einem Falle beobachtete S. beim Schaf selbständige Entstehung des Proc. palatinus medialis. Die gleiche Selbständigkeit beobachtete Biondi bei Schaf, Schwein und Mensch. Für den letzteren haben schon Ramband und Renault das Auftreten eines selbständigen Os sous-vomérien angegeben, das den vorderen erhöhten Teil der Crista nasalis und einen Teil des Can. incisivus bildet, später mit dem Hauptteil des Incisivums verschmilzt und offenbar dem bei den Säugern viel besser ausgebildeten Proc. palatinus medialis entspricht. Th. Kölliker betont dagegen die einheitliche Entstehung des menschlichen Incisivums. Letzteres verliert schon bald nach der Entstehung seine Selbständigkeit, indem es mit dem Maxillare verschmilzt. Bei den Monotremen entsteht der Proc. extranasalis (Stirn- oder Nasenfortsatz Aut.) selbständig und bewahrt diese Selbständigkeit längere Zeit. Er gleicht so seiner Topographie durchaus dem Septomaxillare der Reptilien. Die Monotremen besitzen embryonal einen Proc. praenasalis des Zwischenkiefers als Os caranculae.

Die in manchen Fällen beobachtete selbständige Entstehung des Proc. palatinus medialis und seine Lage medial von der Cartilago paraseptalis haben die Vorstellung veranlaßt, daß der Fortsatz dem Vomer der Lacertilier entspricht. Beide Bildungen werden als Praevomer dem eigentlichen Säugervomer gegenübergestellt. Diese Anschauung ist wahrscheinlich unrichtig. Das unpaare Os paradoxum von Ornithorhynchus (Hantelknochen, dumb-bell-shaped bone) entspricht wohl den selbständig gewordenen und untereinander verschmolzenen Processus palatini mediales der Zwischenkiefer; das Gleiche gilt von dem bei der Fledermaus Miniopterus Schreibersii vorhandenen unpaaren Knochen. Beide letztgenannten Knochen haben auch die charakteristische Lage zu den Cartilagines paraseptales (s. Arbeiten von Broom, Symington, Turner, Wilson). Das Incisivum der Säuger erscheint nach dem Obigen als Verwachsungsprodukt aus dem Praemaxillare und dem Septomaxillare der niederen Vertebraten.

Maxillare (Fig. 406). Das Maxillare erscheint als Deckknochen am lateralen Umfang der Nasenkapsel. Beim Menschen, wo seine Entwickelung am genauesten verfolgt ist, ossifiziert es von 5 Centren aus und verbindet sich außerdem sehr frühzeitig mit dem selbständig entstandenen Incisivum. In die Gaumenleiste sendet es den Proc. palatinus, der mit seinem Partner den harten Gaumen bildet. Ursprünglich liegt der Hauptteil des Knochens außen von der knorpeligen Nasenkapsel; nachdem diese in großer Ausdehnung resorbiert ist, gewinnt er Anteil an der lateralen Begrenzung der Nasenhöhle, das Maxilloturbinale verbindet sich mit ihm, einige der Siebbeinzellen kommen durch ihn zum Abschluß, und die Kieferhöhle wächst in ihn ein.

Toldt (1882) findet 5 Ossifikationscentra, die am Ende des 2. und Anfang des 3. Fötalmonats auftreten. Gegen Ende des 4. Monats sind sie untereinander und mit dem Incisivum verschmolzen. Ein selbstsändiges Centrum besteht für die lateral gelegenen Teile nebst der lateralen Hälfte der Orbitalfläche und der lateralen Wand der Alveolen der Mahlzähne, ein zweites für den medial-hinteren Teil des Körpers und die mediale Hälfte der Orbitalfläche, ein drittes für die Gesichtsfläche über dem Eckzahn und den Proc. frontalis, ein viertes für den Proc. palatinus, die mediale Lamelle des Alveolarfortsatzes und den vorderen Teil der Nasalfläche des Körpers, ein fünftes (zweifelhaftes) für die Gegend des Sulcus und der Crista lacrimalis.

Embryonal überwiegt das Wachstum der Fortsätze gegenüber dem des Körpers. Der Schwund der lateralen Nasenkapselwand erfolgt nach dem 7. Monat (noch um diese Zeit findet Killian die Wand intakt), und erst von da an kann die Kieferhöhle in den Knochen einwachsen, der im übrigen schon vorher eine durch die ausgebauchte Knorpelwand bedingte Delle zeigte. Die Bildung des Alveolarfortsatzes und seiner Fächer beginnt schon im 4. Embryonalmonat, zur Zeit der Geburt sind die Alveolen aller Milchzähne vorhanden; die vollständige Ausbildung des Alveolarfortsatzes ist erst mit dem 22. bis 26. Jahre erreicht. — Nach Mihalkovics (1899) soll in den Oberkiefer bei seiner Verknöcherung auch der ossifizierende Proc. paranasalis der Nasenkapsel einverleibt werden; auch sonst sollen bei 4—5 Monate alten Embryonen im Alveolarteil kleine Knorpelinselchen vorkommen, ohne Zusammenhang mit der Nasenkapsel, die später in den Verknöcherungsprozeß des Oberkiefers aufgehen.

Zygomaticum. Das Zygomaticum entsteht ohne jede Beziehung zum Knorpelschädel im Bindegewebe unter dem Auge und verbindet sich mit dem Maxillare und dem Proc. zygomaticus des Squamosums, bei einigen Ordnungen (z. B. Wiederkäuern) auch durch einen Stirnfortsatz mit dem Frontale. Bei den Primaten erlangt dieser als Proc. frontosphenoidalis auch eine Verbindung mit der Ala magna ossis sphenoidalis und trennt die Orbita von der Schädelgrube.

Entgegen früheren Angaben, nach denen das Jochbein beim Menschen von mehreren (2—3) selbständigen Centren aus verknöchern sollte, kommt K. Toldt jr., der die Entwickelung des fraglichen Knochens neuerdings sehr eingehend bearbeitete, zu dem Schluß, daß dieselbe der Regel nach von einer einheitlichen Anlage aus erfolgt. Zeit ihres ersten Auftretens ist im allgemeinen das Ende des 2. Fötalmonats. Die Anlage hat die Form einer dünnen Knochenplatte (Grundplatte) und stellt so die Grundlage für den Jochbeinkörper dar. Von ihr aus bildet sich dann zuerst die

Augenhöhlenplatte (Proc. frontosphenoidalis), und weiterhin treten an ihrer Innenfläche 3 Verstärkungsstreifen als sekundäre Knochenauflagerungen auf, während sich die Außenfläche mit einer einheitlichen Schicht von lockeren Knochenauflagerungen bedeckt. In der Folge geht die Grundplatte ganz zu Grunde, und der Knochen besteht dann ausschließlich aus den sekundären Auflagerungen. Der Auflösungsprozeß der Grundplatte, der zu der Zeit erfolgt, zu der sich das Zygomaticum mit dem Temporale und der Maxilla vereint, beginnt damit, daß in der Platte, den Grenzen der 3 Verstärkungspartieen entsprechend, Spalten auftreten. In diesen Vorgängen ist die Möglichkeit gegeben, wenigstens die relativ häufigste Varietät des Jochbeins, das Zygomaticum bipartitum, zu erklären ohne die Annahme mehrerer Ossifikationscentra. Denn die alsdann vorhandene Sutura zygomatica transversa entspricht in ihrem Verlaufe durchaus der unteren der beiden Spalten, die normalerweise in der Grundplatte vor deren Zerstörung auftreten, somit auch der Trennungslinie zwischen der mittleren und der unteren der sekundären Verdickungen der Innenseite. Es ist denkbar, daß abnormerweise diese Spalte einmal auch durch die faciale Fläche durchschneidet und so die ganze untere Partie des Jochbeins abtrennt. Wenn somit auch das abnorme Auftreten mehrerer Ossifikationscentra selbstverständlich als möglich zuzugeben ist, so liegt doch auch im normalen Entwickelungsgang bei einheitlicher Anlage die Möglichkeit für eine Erklärung des Zygomaticum bipartitum vor: diese Varietät ist nicht auf die ursprüngliche Anlage, sondern auf die sekundären Auflagerungen zurückzuführen und somit ebenfalls sekundären Charakters. Auch die manchmal an der Innenfläche vorhandene „lineare Furche" hat gleiche Genese: sie entspricht der Grenze zwischen der mittleren und unteren sekundären Auflagerung. — Beim Embryo von Talpa eur. fand Fischer im Anschluß an das hintere Ende des Zygomaticums mehrere kleine Knochenstückchen als Vorläufer des späteren hinteren Abschnittes des Knochens.

Palatinum. Bei den Quadrupeden entwickelt sich das Gaumenbein in der Seitenwand und dem Boden des Nasenrachenganges ohne Beziehung zu Knorpelteilen. Allmählich erreicht das obere Ende seiner senkrechten Platte den unteren Umfang der Nasenkapsel und legt sich an denselben an (Dursy). Beim Menschen, wo, abgesehen von dem hintersten Zipfel der Nasenkapsel, eine Lamina transversalis posterior fehlt, legt sich der aufsteigende Fortsatz des Gaumenbeins der Innenfläche der lateralen Nasenkapselwand an und wird dadurch von dem außen liegenden Oberkiefer getrennt. Indem der Fortsatz an Höhe zunimmt, trennt er den Knorpel der unteren und später auch den der mittleren Muschel von der knorpeligen Seitenwand der Nasenkapsel ab. Die zwischen den 2 Knochen eingeschlossene Seitenwand der Knorpelkapsel geht zu Grunde.

Das erste Auftreten des Palatinums fällt beim Menschen in den 2. (Kölliker) oder 3. (Toldt) Monat. Toldt findet nur ein Ossifikationscentrum für beide Fortsätze; nach Rambaud und Renault treten mehrere auf. Der aufsteigende Fortsatz ist anfangs niedrig und erlangt erst später das Uebergewicht über die Pars horizontalis. — Bei Talpa legt sich das Palatinum an der Lamina transversalis posterior der Nasenkapsel an (Fischer).

Pterygoid. Ein dem echten Reptilienpterygoid vergleichbarer Knochen kommt bei Monotremen hinter dem Palatinum als Deckknochen zur Entwickelung.

Knochen des Visceralskelettes.

Verknöcherungen im Gebiet des Kieferbogens.

Als Ersatzknochen entstehen aus den primordialen Teilen des Kieferbogens der Amboß, der Hauptteil des Hammers und die Ossifikation des distalen Endes des Meckel'schen Korpels; als Deckknochen kommen dazu der Proc. anterior (Folii) des Hammers und die Mandibula, beide am Meckel'schen Knorpel entstehend. Der Proc. anterior mallei ist im Zusammenhang mit dem Malleus selbst zu schildern, die Ossifikation des vorderen Endes des Meckel'schen Knorpels im Zusammenhang mit der Mandibula.

Incus. Nach Broman ossifiziert der Amboß beim Menschen von einem einzigen Centrum, das sich im oberen Teil des Crus longum befindet. Der Proc. lenticularis hat kein besonderes Ossifikationscentrum und kann somit nicht einmal einer Epiphyse gleichgestellt werden; noch weniger verdient er den Namen Os lenticulare. Bei 19—20 cm langen menschlichen Embryonen hat die Ossifikation begonnen, bei reifen Föten hat sie ihre definitive Ausdehnung.

Malleus. Der Hammer ossifiziert beim Menschen nach Broman ebenfalls nur von einem Punkte aus, der im Collum liegt und bei Embryonen von 19—20 cm auftritt (zweite Hälfte des 5. Monats). Schon viel früher, am Ende des 2. Monats tritt am ventral-medialen Umfang des Meckel'schen Knorpels dicht vor der Hammeranlage, ein Deckknochen (Fig. 403, 404) auf, der bei der Verknöcherung des Hammers selbst mit diesem verschmilzt und dann seinen Proc. anterior, s. Folii, bildet. Vor dem zum Hammer umgestalteten Gelenkstück geht der Meckel'sche Knorpel zu Grunde. Beim reifen Foetus hat die Ossifikation des Hammers ihre definitive Ausdehnung erlangt. Sie entspricht dem Articulare der Reptilien.

Der Entwickelung zufolge muß der Proc. anterior des Hammers auf einen Deckknochen am Unterkiefer der Reptilien zurückgeführt werden. Als Vergleichsobjekt kommt das Postoperculare in Betracht, einerseits weil dieses auch bei den Sauriern schon ganz regelmäßig mit dem Articulare verschmilzt, andererseits wegen der Beziehung zur Chorda tympani; diese durchsetzt regelmäßig das Postoperculare und ebenso bei manchen Säugern (Centetes, Erinaceus, Didelphys, Mus) den Proc. ant. mallei.

Mandibula. Der Unterkiefer der Säuger entsteht als Deckknochen an der Außenseite des Meckel'schen Knorpels, wie das Dentale der Sauropsiden, dem er homolog ist. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung kommt es jedoch an einzelnen Stellen zur Bildung von Knorpelgewebe, das aber zu keinem Teil des primordialen Knorpelskelettes irgendwelche Beziehungen besitzt, sondern seine Entstehung demselben Bildungsgewebe verdankt, das an den übrigen Stellen der Unterkieferanlage direkt Knochen erzeugt. Bei den meisten bisher untersuchten Säugern entstehen so 3 Knorpelkerne (accessorische Knorpelkerne, Stieda), je einer im Proc. condyloideus, Proc. coronoideus und Angulus mandibulae. Bei Kaninchen, Schwein, Katze ist auch noch am vorderen Ende des Proc. alveolaris ein solcher Kern zu konstatieren (Stieda, Baumüller). Der Kern im Proc. coronoideus fehlt bei Balaenoptera rostrata (Julin), bei Echidna scheint alle Knorpelbildung im Dentale zu unterbleiben. Die Verknöcherung dieser knorpeligen Partieen erfolgt teils peri-, teils endochondral, wobei sich immer Knorpel und Knochen in engster räumlicher Nachbarschaft finden. Von einem metaplastischen Prozeß, d. h. direkter Ueberführung des Knorpels in Knochen, wie er gerade an diesen Stellen vielfach behauptet wurde, ist keine Rede (Stieda, Schaffer, auch Kjellberg schildert den Ossifikationsprozeß als neoplastischen). Aus dem Knorpelkern des Proc. condyloideus geht nach Schaffer auch der Knorpelüberzug des Condylus hervor. Am Aufbau des vordersten Endes des Unterkiefers nimmt endlich noch der Meckel'sche Knorpel Teil. Der Knochen legt sich hier dem Knorpel eng an; letzterer verkalkt, zerfällt und wird durch Knochen ersetzt.

Eine Entstehung des Unterkiefers aus mehreren typischen Ossifikationspunkten, wie sie Rambaud und Renault für den Menschen beschreiben, vermochte Toldt nicht zu bestätigen. Beim Menschen bildet sich Knorpel im Gebiet des Condylus und des Proc. coronoideus; nach Henneberg auch noch am oberen äußeren, in

Spuren auch am inneren Alveolarrand, endlich vorübergehend am äußeren unteren Unterkieferrand. Aus den Symphysenknorpeln gehen nach Bardeleben die Ossicula mentalia hervor, die schon lange bekannt sind und von Mies beim menschlichen Foetus und Neugeborenen aufs neue beschrieben wurden. Es sind dies kleine Knöchelchen (meist jederseits von der Mittellinie eins, doch kommen auch 3, 2 paarige und ein unpaares, oder gar 4 vor), die als Schaltknöchelchen sich in die untere Hälfte der Symphyse zwischen beide Unterkieferhälften einfügen, nicht ganz konstant, doch sehr häufig. Sie treten am Ende des 8. Embryonalmonats auf und beginnen im 3. Monat nach der Geburt mit dem Unterkiefer zu verschmelzen. Der Zeitpunkt der vollendeten Verwachsung variiert (Adachi). Die Knöchelchen kommen als wesentliches Moment bei der Bildung der Kinnprotuberanz des Menschen in Betracht (Weidenreich). Bardeleben findet ein Os mentale auch bei manchen Säugern. Bei den Primaten werden beide Unterkieferhälften später durch Synostose der Symphyse vereinigt, bei vielen Säugern bleibt die Symphyse erhalten und kann sogar nachgiebig sein. —

Die accessorischen Knorpelkerne des Unterkiefers sind schon lange bekannt (Kölliker 1849, Bruch 1855), ebenso ihre Selbständigkeit gegenüber dem Primordialskelett. Der Mangel jeglicher Beziehungen zu letzterem macht es ganz unmöglich, sie mit primordialen Teilen anderer Wirbeltiere (Quadratum, Articulare) zu vergleichen. Die Litteratur über die Entwickelung des Unterkiefers bei den Säugern und dem Menschen ist sehr groß; Gegenstand des Interesses waren bei der Untersuchung: die Beteiligung oder Nichtbeteiligung des Meckel'schen Knorpels, das Auftreten selbständiger Knorpelkerne, die Art der Verknöcherung der letzteren. Genannt seien: Reichert (1837), Kölliker (1849, 1861, 1878), Bruch (1855), Magitot et Robin (1862), Semmer (1862), Lovén (1863), Dursy (1869), Callender (1870), Strelzoff (1873), Parker (1874), Steudener (1875), Stieda (1875), Brock (1876), Masquelin (1878), Baumüller (1879), Julin (1880), Schaffer (1888), Henneberg (1894). Bardeleben's neueste Angaben, betr. accessorische Knochen am Unterkiefer, konnten im Einzelnen nicht mehr berücksichtigt werden.

Kiefergelenk. Besonderes Interesse bietet noch die Entwickelung des Kiefergelenkes, die kürzlich durch Kjellberg (bei Mensch und Kaninchen) genauer verfolgt wurde. Das Gelenk bildet sich zwischen dem vom Perichondrium überzogenen Condylusknorpel und dem vom Periost bekleideten Squamosum. In dem lockeren embryonalen Bindegewebe zwischen beiden Teilen tritt (bei 55 mm langen menschlichen Embryonen) als besondere Verdichtung der Discus articularis auf; über und unter demselben entsteht dann je eine Gelenkspalte. Auch nachdem diese aufgetreten sind, bleiben die Gelenkflächen des Kiefers und des Squamosums noch von Bindegewebe (Perichondrium resp. Periost) bekleidet, und dieser Zustand erhält sich das ganze Leben hindurch. Der Ueberzug des Condylus ist also auch beim Erwachsenen bindegewebig, und erst unmittelbar unter dem Bindegewebe erhält sich Knorpel (beim Menschen in Resten, beim Rinde in zusammenhängendem Lager). An der Gelenkfläche des Squamosums produziert das Periost sekundär Knorpel, der beim Menschen als dünne Schicht unter der Bindegewebsbekleidung bestehen bleibt. Die Gelenkkapsel bildet sich aus dem umgebenden Blastem wie bei anderen Gelenken. Der Unterschied diesen gegenüber liegt aber in dem Verhalten des Periostes resp. Perichondriums, das beim Kiefergelenk auch die Gelenkflächen seiner Komponenten bekleidet. In den Discus geht schon embryonal der M. pterygoideus externus über, außerdem besteht vorübergehend eine durch einen dichteren Blastemstrang hergestellte Verbindung zwischen dem Discus und der knorpeligen Anlage des Hammers.

Das Kiefergelenk der Säuger hat als ein Squamoso-Dentalegelenk nichts zu thun mit dem Kiefergelenk der niederen Vertebraten, das ein Quadrato-Articulargelenk ist. Es ist als sekundäres Kiefergelenk zu bezeichnen im Gegensatz zu dem letztgenannten, dem primären. Genaueres über diesen in Zusammenhang mit der Frage nach der Homologie der Gehörknöchelchen stehenden Punkt siehe p. 605 ff. Was den Discus anlangt, so hält Kjellberg (1904) ihn für eine Neuerwerbung der Säuger und bringt seine phylogenetische Entstehung in Zusammenhang mit dem M. pterygoideus externus. Beim Einschluß des Articulare in die Paukenhöhle (als Malleus) ist nach Kjellberg der ansehnlichste Teil des genannten Muskels an dem Dentale und seinem Condylus geblieben, ein kleinerer Teil aber von dem Articulare mitgenommen worden. Diese kleinere Portion bildete das Ligamentum anterius mallei (teilweise), sowie den Discus articularis des Kiefergelenkes. Für die Thatsache, daß der Discus bei einigen Säugetieren, nämlich Dasypus, Dasyurus, Echidna und Ornithorhynchus (Parsons) fehlt, sind sichere Erklärungen noch nicht zu geben; für Ornithorhynchus glaubt Kjellberg eine Erklärung in der eigentümlichen Lage des Cavum tympani gefunden zu haben.

Broom (1890) hält den Discus für das Quadratum der Sauropsiden, eine Anschauung, die durch die Entwickelungsgeschichte keine Stütze erhält, und der auch das Fehlen des Discus bei Echidna und Ornithorhynchus nicht gerade günstig ist.

Verknöcherungen im Gebiet des Hyobranchialskelettes.

Stapes. Beim Menschen findet Broman den Beginn der Ossifikation im allgemeinen erst bei Embryonen von ca. 21 cm. Der einzige vorhandene Ossifikationspunkt liegt in der Regel in der Basis; von hier aus schreitet die Verknöcherung allmählich die Schenkel hinauf in das Capitulum, das am Ende des 6. Monats ossifiziert.

Reichert'scher Knorpel. Die Zahl der Verknöcherungen des Reichert'schen Knorpels ist nicht bei allen Säugetieren gleich. In maximo können es vier sein, die die unzweckmäßigen Namen: Tympano-, Stylo-, Kerato- und Hypohyale erhalten haben. Das Tympanohyale, das wohl in der Hauptsache aus der Ossifikation des Laterohyale hervorgeht, verschmilzt mit dem Petrosum (als Proc. hyoideus desselben) und nimmt innen vom Tympanicum an der Begrenzung der Paukenhöhle teil; das Stylohyale bleibt gewöhnlich mit ihm durch Knorpel verbunden, es ist der oberste Abschnitt des freien vorderen Zungenbeinhorns. Die beiden unteren Abschnitte schließen sich ihm an. Beim Menchen wird das Tympanohyale ebenfalls zwischen Petrosum und Tympanicum eingeschlossen (s. Schläfenbein), der zweite selbständig verknöchernde Abschnitt bildet den Proc. styloideus, dessen knöcherne Vereinigung mit dem obersten Stück erst im späteren Lebensalter erfolgt. Nach Sappey schließt sich ihm noch ein individuell verschiedenes Keratohyale an. Aus dem kleinen ventralen Stück des Reichert'schen Knorpels (ventral von dem Lig. stylohyoideum) geht beim Menschen das Cornu minus des Zungenbeins hervor.

Das Cornu hyale des Zungenbeins der Säuger zeigt im ausgebildeten Zustand mancherlei Verschiedenheiten, die noch nicht alle entwickelungsgeschichtlich verfolgt wurden. Den Zustand, wo alle vier genannten Ossifikationen vorhanden sind, nennt Howes: integro-cornuat; der Umstand, daß dabei zugleich das Tympanohyale vor dem For. stylomastoideum liegt, kann durch die Bezeichnung: prätrematisch ausgedrückt werden. In manchen Fällen liegt das Stylohyale hinter dem For. stylomastoideum am Proc. paroccipitalis des Pleuroccipitale (opisthotrematischer Typus); dabei kann das Tympanohyale vorhanden sein oder fehlen (integro-cornuate und discreto-cornuate Formen). Ueber das specielle Verhalten s. Howes; im übrigen verlangen diese Dinge erneute entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Eine solche würde auch darauf zu achten haben, ob das Tympanohyale in seiner Ausdehnung mit dem Laterohyale zusammenfällt oder nicht. Daß die Bezeichnungen: Hypo- und Keratohyale nicht die gleichen Stücke bedeuten, die bei Selachiern mit diesen Namen belegt werden, liegt auf der Hand; die durch den Ossifikationsprozeß bewirkte Segmentierung hat ganz andere Bedeutung als die Segmentierung des Knorpels.

Das zweite Horn (Cornu majus des Menschen, Cornu branchiale I) verknöchert von einem Kern aus, ebenso das Corpus ossis hyoidei. Für letzteres werden beim Menschen auch zwei bald miteinander verschmelzende Kerne angegeben.

Litteratur.

Adachi, Buntaro. *Ueber die Seitenfontanellen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. II.* ***1900.***

— *Ueber die Knöchelchen in der Symphyse des Unterkiefers. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. VII. H. 2.* ***1904.***

Aeby, Chr. *Der Bau des menschlichen Körpers. Leipzig* ***1871.***

Albrecht, Paul. *Sur la fente maxillaire double sous-muqueuse et les 4 os intermaxillaires de l'Ornithorhynque adulte normal. Bruxelles* **1883.**
— *Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouï avec essai de prouver que l'écaille du temporal des mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un quadratum. Bruxelles* **1883*.**
— *Sur les 4 os intermaxillaires, le bec-de-lièvre et la valeur morphologique des dents incisives supérieures de l'homme. Bruxelles* **1883†.**
— *Sur les spondylocentres épipituitaires du crâne, la non-existence de la poche de Rathke, et la présence de la chorde dorsale et des spondylocentres dans le cartilage de la cloison du nez des Vertébrés. Bruxelles* **1884.**
— *Sur la valeur morphologique de la trompe d'Eustache et les dérivés de l'arc palatin, de l'arc mandibulaire et de l'arc hyoïdien des Vertébrés, suivi de la preuve que le „symplectico-hyomandibulaire" est morphologiquement indépendant de l'arc hyoïdien. Bruxelles* **1884*.**
— *Ueber die Zahl der Zähne bei den Hasenschartenkieferspalten. Centralbl. f. Chirurgie. Jahrg. 11.* **1884†.**
— *Ueber die morphologische Bedeutung der Kiefer-, Lippen- und Gesichtsspalten. Centralblatt f. Chirurgie.* **1884**.**
— *Zur Zwischenkieferfrage. Fortschr. d. Med. Bd. III.* **1885.**
Allen, Harrison. *On a revision of the ethmoid bone in the Mammalia. Bull. of the Museum of comparative zoology at Harvard College. Vol. X.* **1882.**
Allis, Edward Phelps. *The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Journ. of Morphol. Vol. XII.* **1897.**
Arendt, Eduardus. *De capitis ossei Esocis Lucii structura singulari. Dissert. inaug. Regiomonti* **1822.**
Bade, Peter. *Die Entwickelung des menschlichen Skeletts bis zur Geburt. Eine röntgographische Studie. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LV.* **1900.**
Baer. *Ueber das äußere und innere Skelett. (Ein Sendschreiben an Herrn Prof. Heusinger.) Meckel's Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrg.* **1826.**
Bardeleben, Karl von. *Ueber das Praefrontale und Postfrontale des Menschen. Verh. d. Anat. Gesellsch. auf der 10. Versammlung in Berlin* **1896.**
— *Der Unterkiefer der Säugetiere, besonders des Menschen. Anat. Anz. Bd. XXVI.* **1905.**
— *Ueber den Unterkiefer der Säugetiere. Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde. Jahrg.* **1905.**
Baumgarten. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XL.* **1890.**
Baumüller, B. *Ueber die letzten Veränderungen des Meckel'schen Knorpels. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXII. H. 3.* **1879.**
Baur, G. *Ueber das Quadratum der Säugetiere. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Phys. in München.* **1886.**
— *Ueber das Quadratum der Säugetiere. Biol. Centralbl. Bd. VI.* **1887.**
— *Ueber den Proatlas einer Schildkröte (Platypeltis spinifer Les.). Anat. Anz. Bd. X.* **1895.**
— *Ueber die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien. Anat. Anz. Bd. XI. No. 13.* **1895.** *(Jahreszahl des Bandes:* **1896.***)*
Bayer, Franz. *Ueber das sog. „Tentorium osseum" bei den Säugern. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXXI. N. F. Bd. XXIV.* **1897.**
Bemmeln, J. F. Van. *Ueber die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anz. Jahrg. 4.* **1889.**
— *Der Schädelbau der Monotremen. Jen. Denkschr. Bd. VI.* **1901.** *(Aus: Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. III.)*
Benham, W. Blaxland. *The structure of the pharyngeal bars of Amphioxus. Quarterly Journ. of microsc. Science. Vol. XXXV. N. S.* **1894.**
Bergmann, Carl. *Einige Beobachtungen und Reflexionen über die Skelettsysteme der Wirbeltiere, deren Begrenzung und Plan. Abgedruckt aus den Göttinger Studien 1845. Göttingen* **1846.**
Bessel-Hagen, Fritz. *Vorläufige Mitteilung über die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Occiput und die abnormen Bildungen des Os occipitis. Monatsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre* **1879.** *Berlin 1880.*
Bidder, Alex. Augustus. *De cranii conformatione, ratione imprimis habita Jacobsonii de cranio primordiali ejusque ossificatione sententiae. Diss. inaug. ord. med. Dorpati Livonorum* **1847.**
Biondi, D. *Zur Hasenschartenfrage. XV. Kongreß der Deutschen Gesellschaft für Chirurgie zu Berlin 1886. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 23.* **1886.**

Biondi, D. *Lippenspalte und deren Komplikation. Arch. f. pathol. Anat. u. Phys. und f. klin. Med. Bd. CXI. Folge 11. Bd. I.* **1888.**

Boettcher, Arthur. *Ueber Entwickelung und Bau des Gehörlabyrinths nach Untersuchungen an Säugetieren. Erster Teil. Dresden* **1869.** *Verhandl. d. Kaiserlichen Leopoldino-Carolinischen deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. 35.* **1870.**

Bolk, Louis. *Ueber eine sehr seltene Verknöcherungsanomalie des Hirnschädels. Petrus Camper. Deel II. Afl. 2.* **1904.**

— *Entwickelungsvorgänge in der occipitalen Region des Primordialcraniums beim Menschen. Petrus Camper. Deel II. Afl. 3.* **1904.**

Born, G. *Ueber den inneren Bau der Lamprete (Petromyzon marinus). Heusinger's Zeitschr. f. d. organ. Phys. Bd. I.* **1827.**

Born, G. *Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. H. 4.* **1876.**

— *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. I. Ebenda. Bd. V.* **1879.**

— *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. II. Ebenda. Bd. V.* **1879*.**

— *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. III. Ebenda. Bd. VIII.* **1883.**

— *Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. IV.* **1897.**

Brauer, August. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung und Anatomie der Gymnophiomen. IV. Die Entwickelung der beiden Trigeminusganglien. Zoolog. Jahrb. Suppl.-Bd. VII.* **1904.** *(Festschr. z. 70. Geburtstag des Herrn Geh.-Rats Prof. Dr. August Weismann in Freiburg i. B.)*

Braus, Hermann. *Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Ein Beitrag zur Gliedmaßenfrage. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXXI. N. F. XXIV.* **1898.**

— *Beiträge zur Entwickelung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Teil. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**

— *Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Tieren und zur Archipterygiumtheorie. Jen. Denkschr. Bd. IV.* **1900.** *(Semon, Zoologische Forschungsreisen. Bd. I.)*

Breschet, G. *Recherches sur différentes pièces osseuses du squelette de l'homme ou des animaux vertébrés. Deuxième mémoire. De l'os malaire ou jugal. Annales des sciences naturelles. Sér. 3. Zoologie. T. I.* **1844.**

Bridge, T. W.. *The cranial osteology of Amia calva. The Journ. of Anat. and Phys. Vol. XI.* **1877.**

— *On the osteology of Polyodon folium. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXIX. For the year* **1878.** *London 1879. (Communicated by Alfred Newton.)*

— *On the morphology of the skull in the Paraguayan Lepidosiren and in other Dipnoids. Transactions of the Zoological Society of London. Vol. XIV. Pt. 5.* **1898.**

Brock, J. *Ueber die Entwickelung des Unterkiefers der Säugetiere. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXVII. H. 3.* **1876.**

Broman, Ivar. *Ueber die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verh. d. Anat. Gesellschaft auf der 12. Versammlung in Kiel.* **1898.**

— *Die Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Inaug.-Diss. Lund* **1899.** *(Anat. Hefte. Bd. XI. H. 4.)*

Broom, R. *On the fate of the quadrate in Mammals. The Annals and Magazin of Natural History. Ser. 6. Vol. VI.* **1890.**

— *On some developments of the Mammalian prenasal cartilage. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Ser. 2. Vol. X.* **1895.**

— *On the homology of the palatine process of the Mammalian premaxillary. Ibid. Ser. 2. Vol. X.* **1895.**

— *On the organ of Jacobson in the Monotremata. The Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXX. N. S. Vol. X. Pt. 1.* **1895.** *(Jahreszahl des Bandes:* **1896.***)*

— *On the comparative anatomy of the organ of Jacobson in Marsupials. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Pt. 4.* **1896.**

— *On the Mammalian and Reptilian vomerine bones. Ibid. Pt. 4.* **1902 (1903).**

Bruch, C. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschr. der allg. Schweiz. Gesellsch. für die gesamten Naturwissenschaften. Bd. XII. (Zweite Dekade Bd. II.)* **1852.**

— *Ueber peripherische Verknöcherung bei Fröschen und über den Unterschied der primordialen und sekundären Verknöcherung. Briefliche Mitteilung an A. Kölliker. Würzb. naturwissenschaftl. Zeitschr. Bd. II.* **1861.**

Bruch, C. *Vergleichende Osteologie des Rheinlachses (Salmo salar L.) mit besonderer Berücksichtigung der Myologie nebst einleitenden Bemerkungen über die skelettbildenden Gewebe der Wirbeltiere. Mainz* **1861.**

— *Die Wirbeltheorie des Schädels, am Skelette des Lachses geprüft. Frankf. a. M.* **1862.** *(Steht in den Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellschaft. Bd. IV. 1862—1863, unter dem Titel: Vergleichung des Schädels mit der Wirbelsäule des Lachses, mit einer Aufzählung sämtlicher Skelettteile desselben nach der Art ihrer Zusammensetzung.)*

— *Untersuchungen über die Entwickelung der tierischen Gewebe. Abhandlungen, herausgeg. von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellsch. Bd. IV.* **1862—1863.**

— *Untersuchungen über die Entwickelung der tierischen Gewebe. III. Ueber die Entwickelung der Gewebe bei den Carnivoren und Nagern. Ueber die Entwickeluug der Gewebe beim Menschen. Abhandl., herausgeg. von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellsch. Bd. VI.* **1866—1867.**

Bruner, Henry L. *The smooth facial muscles of Anura and Salamandrina, a contribution to the Anatomy and Physiology of the respiratory mechanism of the Amphibians. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. H. 3.* **1901.** *(Jahreszahl d. Bandes:* **1902.***)*

Buchs, Georg. *Ueber den Ursprung des Kopfskeletes bei Necturus. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. H. 4.* **1902.**

Bujor, Paul. *Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Thèse, prés. à la Fac. des Sciences de l'Univers. de Genève. Extr. de la Revue biologique du Nord de la France. T. III.* **1891.**

Callender, George W. *The formation and early growth of the bones of the human face. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLIX. For the year* **1869.** *London* **1870.**

— *On the formation of some of the subaxial arches in man. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXI. For the year* **1871.** *London* **1872.**

Chiarugi, Giulio. *Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Sauropsidi e nei Mammiferi. Atti della Società Toscana di scienze naturali. Vol. X. Pisa* **1889.**

— *Le développement des nerfs vague, accessoire, hypoglosse et premiers cervicaux chez les Sauropsides et chez les Mammifères. Archives italiennes de biologie. T. XIII.* **1890.**

— *Sur les myotomes et sur les nerfs de la tête postérieure et de la région proximale du tronc dans les embryons des Amphibies anoures. Archives italiennes de biologie. T. XV.* **1891.**

— *Ulteriori osservazioni sullo sviluppo del 11⁰ e del 12⁰ paio dei nervi cranici nei mammiferi. Monitore zoologico Italiano. Vol. III.* **1892.**

Chomjakoff, M. *Zur Entwickelungsgeschichte des Schädels einiger Tagraubvögel. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.**

Cleland, John. *On the relations of the vomer, ethmoid and intermaxillary bones. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLIX. For the year* **1862.** *London* **1863.**

Cope, E. D. *On the relations of the hyoid and otic elements of the skeleton in the Batrachia. Journal of Morphology. Vol. II.* **1888.**

— *The Batrachia of North America. Bulletin of the United States National Museum. No. 34. Washington* **1889.**

Debierre, C. *Développement du segment occipital du crâne. Journal de l'anatomie et de la Physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux. 31e année.* **1895.**

Decker, Friedrich. *Ueber den Primordialschädel einiger Säugetiere. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXXVIII.* **1883.**

Dohrn, Anton. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Die Entwickelung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. H. 1.* **1884.**

— *Zur Entstehung und Differenzierung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. V. Ebenda. Bd. V.* **1884.**

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VII. Entstehung und Differenzierung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier. VIII. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und den Tunicaten. Ebenda. Bd. VI. H. 1.* **1885.**

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoeten und Tunicaten. Ebenda. Bd. VII. H. 2.* **1887.**

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XVIII. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. Thatsächliches. Ebenda. Bd. XV. H. 1.* **1901.**

Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XXI. Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Kompetenzkonflikt zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie. Ebenda. Bd. XV. H. 1.* **1901.**

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XXII. Weitere Beiträge zur Beurteilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Ebenda. Bd. XV. H. 4.* **1902.**

Dollo, J. *On the malleus of the Lacertilia, and the malar and quadrate bones of Mammalia. Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. XXIII. New Series.* **1883.**

Dreyfuss, R. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfells des Menschen und der Säugetiere. Morphol. Arb., herausgeg. v. G. Schwalbe. Bd. II.* **1893.**

Drüner, L. *Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. Teil. Zoolog. Jahrb. Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. XV. H. 3.* **1901.**

— *Ueber die Muskulatur des Visceralskelettes der Urodelen. Anatom. Anz. Bd. XXIII.* **1903.**

— *Ueber die Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anatom. Anz. Bd. XXIV.* **1904.**

— *Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. II. Teil. Zoolog. Jahrb. Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. XIX. H. 3 u. 4.* **1904*.**

Dugès, Ant. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs differens âges. Mémoires présentés par divers savans à l'Académie Royale des sciences de l'Institut de France, et imprimés par son ordre. Sciences mathématiques et physiques. T. VI. Paris* **1835.**

Dursy, Emil. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen* **1869.**

Emery, Carlo. *Quale è l'omologo dell'osso quadrato nello scheletro dei Mammiferi? Archivio zoologico. Vol. I. Fasc. 2.* **1903.**

Ficalbi, Eugenio. *Sulla ossificazione delle capsule periotiche nell' uomo e negli altri mammiferi. Roma* **1887.** *Estratto dagli Atti della Reale Accademia medica di Roma. Anno 13. Ser. 2. Vol. III.* **1886—1887.**

— *Considerazioni riassuntive sulle ossa accessorie del cranio dei Mammiferi e dell'uomo. Monitore zoologico Italiano. Anno 1. No. 7 e 8.* **1890.**

Fischer, Eugen. *Bemerkungen über das Hinterhauptgelenk der Säuger. Anatom. Anz. Bd. XIX.* **1901.**

— *Das Primordialcranium von Talpa europaea. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels. Anatom. Hefte. Bd. XVII.* **1901*.**

— *Zur Kenntnis der Fontanella metopica und ihrer Bildungen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. IV. H. 1.* **1901†.**

— *Zur Vergleichung des Menschen- und Affenschädels in frühen Entwickelungsstadien. Korrespondenzbl. d. Deutschen anthropol. Gesellsch.* **1902.** *(Bericht der 33. allgem. Vers. in Dortmund).*

— *Zur Kenntnis des Primordialcraniums der Affen. Anat. Anz. Bd. XX.* **1902.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. V. H. 3.* **1903.**

— *Demonstration von Modellen zur Vergleichung der Schädelentwickelung von Mensch und Affe mit besonderer Berücksichtigung der Nase. Verh. d. Vereins süddeutscher Laryngologen in der Dekade 1894—1903. Würzburg* **1904.**

Forster, Andreas. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Interparietale. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. IV.* **1902.**

Fraser, A. *On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXXIII. Pt. 3. For the year* **1882** *(London* **1883***).*

Friedenthal, Adolf. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Schädelentwickelung. Diss. Königsberg* **1900.**

Friedmann, Emil. *Beiträge zur Zahnentwickelung der Knochenfische. Morphol. Arb., herausgeg. v. G. Schwalbe. Bd. VII.* **1897.**

Friedreich, N., *und* **Gegenbaur, C.** *Der Schädel des Axolotl (Siredon pisciformis). Berichte v. d. kgl. zootom. Anstalt zu Würzburg. 2. Bericht f. d. Schuljahr 1847/48. Leipzig* **1849.**

Froriep, August. *Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Säugetierkopfes. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg.* **1882.**

— *Kopfteil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Beiträge z. Anat. u. Embryol., als Festgabe Jacob Henle dargebracht von seinen Schülern.* **1882.**

Froriep, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1883.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtung an Säugetierembryonen. Ebenda. Jahrg.* ***1886.***
— *Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletts. Anat. Anz. Bd. II.* ***1887.***
— *Ueber die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg.* ***1901.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verh. d. Anat. Gesellsch. auf der 16. Vers. in Halle a. S.* ***1902.***
— *Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz. Bd. XXI.* ***1902.***
Fürbringer, Karl. *Beiträge zur Kenntnis des Visceralskeletts der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. XXXI. H. 2 u. 3.* ***1903.***
— *Nachtrag zu meiner Abhandlung „Beiträge zur Kenntnis des Visceralskeletts der Selachier". Morph. Jahrb. Bd. XXXI. H. 4.* ***1903*.***
— *Notiz über einige Beobachtungen am Dipnoerkopf. Anat. Anz. Bd. XXIV.* ***1904.***
— *Beiträge zur Morphologie des Skeletts der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden. Jenaische Denkschr. Bd. IV.* ***1904*.*** *(Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien. I.)*
Fürbringer, Max. *Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift zum 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur. Bd. III.* ***1897.***
— *Notiz über oberflächliche Knorpelelemente im Kiemenskelett der Rochen (Extraseptalia), zugleich nach von J. Ed. Stumpff gemachten Beobachtungen. Morph. Jahrb. Bd. XXXI. H. 4.* ***1903.***
Fürbringer, Paul. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskeletts der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. IX. N. F. Bd. II.* ***1875.***
Gadow, Hans. *On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homology of the auditory ossicles. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXXIX.* ***1888.***
— *The evolution of the auditory ossicles. Anat. Anz. Bd. XIX.* ***1901.***
— *und* **Selenka, Emil.** *Vögel, in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. I. Anatomischer Teil. Leipzig* ***1891.*** *(Die Beschreibung des erwachsenen Schädels ist von Selenka, die Darstellung der Entwickelungsgeschichte von Gadow.)*
Gaupp, E. *Die „Columella" der kionokranen Saurier. Anat. Anz. Bd. VI.* ***1891.***
— *Zur Kenntnis des Primordialcraniums der Amphibien und Reptilien. Verh. d. Anat. Ges. a. d. 5. Versg. zu München.* ***1891.***
— *Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morphologische Arbeiten, herausg. von G. Schwalbe. Bd. II.* ***1893.*** *(Auch als Habilitationsschrift der med. Fakultät zu Breslau mit besonderer Paginierung verwandt.)*
— *Beiträge zur Morphologie des Schädels. II. Das Hyobranchialskelett der Anuren und seine Umwandlung. Ebenda. Bd. III. H. 3.* ***1893*.*** *(Jahreszahl des Bandes:* ***1894.****)*
— *Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Ebenda. Bd. IV.* ***1895.***
— *Zur Entwicklungsgeschichte des Eidechsenschädels. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg in Breisg. Bd. X.* ***1898.***
— *Ueber das Primordialcranium von Lacerta agilis. (Mit Demonstration von Plattenmodellen.) Verh. d. Anat. Ges. auf d. 12. Versammlung in Kiel.* ***1898*.***
— *Die Metamerie des Schädels. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. VII: 1897.* ***1898†.***
— *Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ebenda. Bd. VIII: 1898.* ***1899.***
— *Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. Hefte, herausg. v. Merkel u. Bonnet. Bd. XIV.* ***1900.***
— *Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. X: 1900. Wiesb.* ***1901.***
— *Ueber die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. Anat. Hefte. Bd. XIX.* ***1902.***
— *Zum Verständnis des Säuger- und Menschenschädels. Korrespondenzbl. d. Deutschen Anthropol. Ges. No. 12.* ***1903.***
— *Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. Anat. Anz. Bd. XXVII.* ***1905.*** *(Erst nach Abschluß des Handbuchmanuskriptes abgefaßt.)*

Gegenbaur, C. *Ueber die Bildung des Knochengewebes. Erste Mitteilung. Jen. Zeitschrift. Bd. I.* **1864.**

— *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. H. 2. Leipzig* **1865.**

— *Ueber primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranium. Jenaische Zeitschr. Bd. III.* **1867.**

— *Ueber die Bildung des Knochengewebes. Zweite Mitteilung. Ebenda. Bd. III.* **1867*.**

— *Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Zweite umgearbeitete Aufl. Leipzig* **1870.**

— *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Heft 3: Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbeltiere. Leipzig* **1872.**

— *Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VII.* **1873.**

— *Bemerkungen über den Canalis Fallopii. Morph. Jahrb. Bd. II.* **1876.**

— *Ueber das Kopfskelett von Alepocephalus rostratus Risso. Ebenda. Bd. VI. Supplement* **1878.**

— *Ueber die Pars facialis des Lacrymale des Menschen. Ebenda. Bd. VII.* **1882.**

— *Nachträgliche Bemerkung zu der Mitteilung über die Pars facialis des menschlichen Thränenbeins. Ebenda. Bd. VII.* **1882*.**

— *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes, im Lichte der neuen Untersuchungen betrachtet und geprüft. Ebenda. Bd. XIII.* **1887.**

— *Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. für A. v. Koelliker. Leipzig* **1887*.**

— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtiguug der Wirbellosen. Erster Band. Leipzig* **1898.**

Göldi, Emil August. *Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Accipenser ruthenus. Vergleichend-anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Studien zur Deckknochenfrage. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVII.* **1884.**

Goethe, J. W. *Das Schädelgerüst aus sechs Wirbelknochen auferbaut. Zur Naturwissenschaft überhaupt, besonders zur Morphologie II, 2.* **1824.** *(Ueber den Fund berichtet G. bereits in Briefen aus Venedig, Frühjahr 1790.)*

Goette, Alexander. *Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Mit einem Atlas von 22 Tafeln. Leipzig* **1875.**

— *Ueber die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXIX.* **1901.**

Gradenigo, G. *Die embryonale Anlage des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitteilungen aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität Wien. Heft 1887. (Der ganzen Reihe 9. Heft, der zweiten Folge 2. Heft.) Wien* **1887.**

Grosser, Otto. *Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. Heft 1.* **1900.**

Gruber, J. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Steigbügels und ovalen Fensters. Mitteilungen aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität in Wien. Bd. I. Heft 2.* **1877** *und Monatsschr. f. Ohrenheilkunde. Jhrg. 11.* **1877.**

Günther, A. Fr. *Beobachtungen über die Entwickelung des Gehörorgans bei Menschen und höheren Säugetieren. Leipzig* **1842.**

Günther, Albert. *Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus Owen). Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLVII. Pt. 1. For the year* **1867.**

Hagen, Walther. *Die Bildung des Knorpelskeletts beim menschlichem Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jhrg.* **1900.**

Hannover, Adolf. *Bericht über die Leistungen der skandinavischen Literatur im Gebiete der Anatomie und Physiologie in den Jahren 1841—1843. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Mediz. Jhrg.* **1844.** *(Bericht über Jacobson's Arbeit p. 36—38).*

— *Primordialbrusken og dens Forbening i det menneskelige Kranium før Fødselen. Kjøbenhavn* **1880.**

Harrison, R. G. *Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.* **1895.**

Hasse, C. *Ueber den Bau des Gehörorgans von Siredon pisciformis und über die vergleichende Anatomie des Kiefersuspensorium. Anatomische Studien, herausg. von C. Hasse. Bd. I.* **1873.**

Hatschek. *Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhdlg. der Anat. Gesellsch. auf der 6. Versammlung in Wien 1892. Ergänzungsheft zum Bd. VII. des Anat. Anz.* **1892.**

Hay, O. P. *The skeletal anatomy of Amphiuma etc. Journ. of Morph. Vol. IV.* **1890.**

Hegetschweiler, J. *Die embryologische Entwickelung des Steigbügels. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jhrg.* **1898.**

Henneberg, Bruno. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Unterkiefers beim Menschen. Inaug.-Diss. med. Fak. Berlin* ***1894.***

Hertwig, Oskar. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Eine vergleichend-anatomische, entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Arch. f. mikr. Untersuchung. Bd. XI. Suppl.* ***1874.***

— *Ueber das Hautskelett der Fische. I. Abt. Morph. Jahrb. Bd. II.* ***1876.*** *Desgl. Ebenda. Bd. V.* ***1879.*** *Desgl. Ebenda. Bd. VII.* ***1882.***

Hoffmann C. K. *Over de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan en de morphologische beteekenis van het gehoorbeentje bij de Reptilien. Natuurk. Verh. der Koningkl. Akademie Wetensch. Amsterdam. Deel 28. Amsterdam* ***1889.***

— *Ueber die morphologische Bedeutung des Gehörknöchelchens bei den Reptilien. Zool. Anz. Jhrg. 12.* ***1889.***

— *Ueber die Metamerie des Nachhirns uud Hinterhirns, und die Beziehungen zu den segmentalen Kopfnerven bei Reptilienembryonen. Ebenda. Bd. XII.* ***1889.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. IX.* ***1894.***

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morph. Jahrb. Bd. XXIV. Heft 2.* ***1896.***

Howes, G. B. *On the probable existence of a Jacobson's organ among the Crocodilia; with observations upon the skeleton of that organ in the Mammalia, and upon the basi-mandibular elements in the Vertebrata. Proceedings of the Zoological Society of London* ***1891.***

— *On the affinities, inter-relationships, and systematic position of the Marsipobranchii. Transactions of the Biological Society Liverpool. Vol. VI.* ***1891.***

— *On the Mammalian Hyoid, with especial reference to that of Lepus, Hyrax and Choloepus. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXX, N. S. Vol. X.* ***1896.***

— *and* **Swinnerton, H. H.** *On the skeleton of the Tuatara, Sphenodon punctatus; with remarks on the egg, on the hatching, and on the hatched young. Transactions of the Zool. Society of London. Vol. XVI. Pt. 1.* ***1901.***

Hubrecht, A. A. W. *Beitrag zur Kenntnis des Kopfskeletes der Holocephalen. Niederländisches Arch. f. Zool. Bd. III.* ***1876—1877.***

— *Notiz über einige Untersuchungen am Kopfskelett der Holocephalen. Morph. Jahrb. Bd. III.* ***1877.***

Huschke, E. *Beiträge zur Physiologie und Naturgeschichte. Erster Band. Ueber die Sinne. Weimar* ***1824.***

Huxley, Thomas H. *On the theory of the Vertebrate skull. The Croonian Lecture. Proceedings of the Royal Society of London. Vol. IX.* ***1859.*** *(November 18,* ***1858.****)*

— *Lectures on the elements of comparative anatomy. London* ***1864.***

— *On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proceedings of the scientifie meetings of the Zoological Society of London. For the year* ***1869.***

— *On the structure of the skull and of the heart of Menobranchus lateralis. Proceedings of the Zoological Society.* ***1874.***

— *Preliminary note upon the brain and skull of Amphioxus lanceolatus. Proceedings of the Royal Society of London. Vol. XXIII (1874/75).* ***1875.***

— *Note on the development of the Columella auris in the Amphibia. Nature. Vol. XI.* ***1875.***

— *Contributions to morphology. Ichthyopsida. No. 1. On Ceratodus forsteri, with observations on the classification of fishes. Proceedings of the Zoological Society of London. For the year* ***1876.***

— *On the nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. X. Pt. 2.* ***1876*.***

Hyrtl. *Ueber wahre und falsche Schaltknochen in der Pars orbitaria des Stirnbeines. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. XLII. Jhrg.* ***1860.*** *(Wien 1861.)*

Jacobson, L. *Om Primordial-Craniet. Förhandlingar vid de Skandinaviske Naturforskarnes tredge Möte, i Stockholm den 13. bis 19. Juli* ***1842.***

Jacoby, Martin. *Ein Beitrag zur Kenntnis des menschlichen Primordialcraniums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV.* ***1895.***

Ihering, H. v. *Die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Stirnbeines. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Mediz. Jhrg.* ***1872.***

Joseph, Heinrich. *Beiträge zur Histologie des Amphioxus. Arbeiten des zoologischen Institutes zu Wien. Bd. XII. Heft 2.* ***1900.***

Joseph, Ludwig. *Osteologischer Beitrag über das Schläfenbein und den in ihm enthaltenen Gehörapparat. Zeitschr. f. rationelle Medizin, herausg. von Henle und Pfeuffer. 3. Reihe. Bd. XXVIII.* ***1866.***

Julin, Charles. *Recherches sur l'ossification du maxillaire inférieur et sur la constitution du système dentaire chez le foetus de la Balaenoptera rostrata. Arch. de Biologie. T. I.* **1880.**

Iwanzoff, N. *Zur Anatomie der Knöchelchen des mittleren Ohres bei Amphibien und Reptilien. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

Kaensche, C. Conrad. *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Schneider, Zoologische Beiträge Bd. II. 3.* **1889.**

Kallius, E. *Beiträge zur Entwickelung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Anatomische Hefte. Bd. XVI.* **1901.**

— *Beiträge zur Entwickelung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Ebenda. Bd. M.* **1901.**

Kampen, P. N. van. *De Tympanalstreek van den Zoogdierschedel. Academisch Proefschrift. Amsterdam* **1904.**

Kann, Max. *Das vordere Chordaende. Inaug.-Diss. philos. Fak. Erlangen.* **1888.**

Kassowitz, N. *Ueber periostale Knorpelbildung und Apophysenwachstum. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 15. Jhrg.* **1877.**

Kastschenko, N. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz. Jhrg. 3.* **1888.**

Keibel, Franz. *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abt. Jhrg.* **1889.**

Killian, G. *Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**

— *Die Ohrmuskeln des Krokodiles, nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXIV. N. F. Bd. XVII.* **1890.**

— *Zur Anatomie der Nase menschlicher Embryonen. Arch. f. Laryngol. Bd. II. Heft 2.* **1895.**

— *Zur Anatomie der Nase menschlicher Embryonen. Ebenda. Bd. III. Heft 1. u. 2.* **1895*.**

— *Zur Anatomie der Nase menschlicher Embryonen. Ebenda. Bd. IV. Heft 1.* **1896.**

Kingsbury, Benjamin Freeman. *Columella auris and Nervus facialis in the Urodela. Inaug.-Diss. med. Fakult. Freiburg i. B.* **1904.** *(Journ. of comparative Neurology. Vol. XIII. 1903.)*

Kingsley, J. S. *The head of an Embryo Amphiuma. The American Naturalist.* **1892.**

— *and* **Ruddick, W. H.** *The ossicula auditus and Mammalian ancestry. Ebenda. Vol. XXXIII. No. 387.* **1899.**

Kjellberg, Knut. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kiefergelenks. Morph. Jahrb. Bd. XXXII.* **1904.**

Klaatsch, Hermann. *Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. (I—III). Morph. Jahrb. Bd. XVI.* **1890.** *Dasselbe (IV—VII) Ebenda.*

— *Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese Ebenda. Bd. XXI.* **1894.**

— *Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Verhdlg. der Anat. Gesellschaft a. d. 9. Versammlung in Basel 1895. Ergänzungsheft z. Bd. X. d. Anat. Anz.* **1895.**

— *Ueber den Bau und die Entwickelung des Tentakelapparates des Amphioxus. Verhdlg. der Anat. Gesellschaft a. d. 12. Versammlung in Kiel.* **1898.**

Kölliker, A. *Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbeltiere. Ber. v. d. kgl. zoot. Anstalt z. Würzburg. 2. Ber. f. d. Schuljahr 1847/48. Leipzig* **1849.**

— *Die Theorie des Primordialschädels festgehalten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. II.* **1850.**

— *Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Band II: Specielle Gewebelehre. 1. Hälfte: Von der Haut, den Muskeln, Knochen und Nerven. Leipzig* **1850.**

— *Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger andern Fische. Verh. d. Physik.-med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. X.* **1860.**

— *Ueber den Anteil der Chordascheide an der Bildung des Schädelgrundes der Squalidae. Würzb. naturw. Zeitschr. Bd. I.* **1860.**

— *Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 4. Aufl.* **1863.**

Kölliker, H. *Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheide der Chorda dorsalis. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. N. F. Bd. III.* **1872.**

— *Die normale Resorption des Knochengewebes und ihre Bedeutung für die Entstehung der typischen Knochenformen. Leipzig* **1873.**

Kölliker, Th. *Ueber das Os intermaxillare und die Anatomie der Hasenscharte und des Wolfsrachens. Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae naturae curiosorum. Bd. XLIII.* **1882.**

— *Zur Zwischenkieferfrage. Centralbl. f. Chir. Jahrg. 11.* **1884.**

Koller, Hartmann. *Ist das Periost bindegewebig vorgebildeter Knochen im stande Knorpel zu bilden? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III. (Inaug.-Diss. med. Fak. Zürich.)* **1896.**

Kollmann, J. *Der Canalis cranio-pharyngeus. Verh. d. Anat. Ges. auf d. 18. Vers. in Jena.* **1904.**

Koltzoff, N. K. *Entwickelungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. 1901. No. 3 u. 4. Moscou* **1902.**

Kupffer, C. v. *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 2. Heft. Die Entwickelung des Kopfes von Ammocoetes Planeri.* **1894.**

— *Ueber die Entwickelung des Kiemenskeletts von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verh. d. Anat. Ges. a. d. 9. Vers. in Basel. Ergänzungsheft z. Bd. X. d. Anat. Anz.* **1895.**

Landois, Leonard. *Ueber die Ossifikation der Geweihe. Centralbl. f. d. med. Wiss. Jahrg. 3.* **1865.**

Landzert, Th. *Ueber den Canalis cranio-pharyngeus am Schädel des Neugeborenen. St. Petersburger med. Zeitschr. Bd. XIV. St. Petersburg* **1868.**

Le Double, A. F. *Traité des variations des os du crâne de l'homme et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique. Paris* **1903.**

Leuckart, Friedr. Sigism. *Untersuchungen über das Zwischenkieferbein des Menschen in seiner normalen und abnormen Metamorphose. Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Menschen nebst Betrachtungen über das Zwischenkieferbein der Tiere. Stuttgart* **1840.**

Levi, Giuseppe. *Beitrag zum Studium der Entwickelung des knorpeligen Primordialcraniums des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LV.* **1900.**

Leydig, Franz. *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig* **1852.**

— *Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. H. I.* **1853.** *(Jahreszahl des Bandes: 1854.)*

— *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin* **1853*.**

— *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen* **1872.**

Lieberkühn. *Ueber die Ossifikation der Geweihe. Monatsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre* **1861.** *Berlin* **1862.**

Lundborg, Hermann. *Studien über die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Mesenchyms bei den niederen Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**

Luschka, H. *Das Nebenthränenbein des Menschen. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg.* **1858.**

Macalister, A. *Notes on the varieties and morphology of the human lachrymal bone and its accessory ossicles. (Abstract.) Proceedings of the Royal Soc. of London. Vol. XXXVI. 1883/84. London* **1884.**

— *Notes on the varieties and morphology of the human lachrymal bone and its accessory ossicles. Proceedings of the Royal Soc. of London. Vol. XXXVII.* **1884*.**

Maggi, Leopoldo. *Centri di ossificazione e principali varietà morfologiche degli interparietali nell' uomo. Rendiconti del R. Ist. Lomb. di scienze e lettere. Ser. 2. Vol. XXIX.* **1896.**

— *Centres d'ossification et principales variétés morphologiques des interpariétaux chez l'homme. Arch. ital. de biol. T. XXVI. Fasc. 2.* **1896.**

— *Résultats de recherches morphologiques sur des os et des fontanelles du crâne humain. Communication préventive. Arch. ital. de biol. T. XXVII. Fasc. 2.* **1897.**

— *Autres résultats de recherches morphologiques sur des os crâniens et crânio-faciaux et sur des fontanelles de l'homme et d'autres mammifères. Arch. ital. de biol. T. XXX. Fasc. 2.* **1898.**

Magitot, E., et Robin, Ch. *Mémoire sur un organe transitoire de la vie foetale désigné sous le nom de cartilage de Meckel. Annales des sciences naturelles 4e série. Zoologie. T. XVIII.* **1862.**

Magnus, Hugo. *Untersuchungen über den Bau des knöchernen Vogelkopfes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI.* ***1870.***

Martin-Saint-Ange, J. G. *Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des Batraciens. Annales des sciences naturelles. T. XXIV.* ***1831.***

Masquelin, H. *Recherches sur le développement du maxillaire inférieur de l'homme. Bull. de l'Acad. Royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique. Année 47. Sér. 2. T. XLV.* ***1878.***

Matiegka, H. *Ueber das „Os malare bipartitum". Anat. Anz. Bd. XVI.* ***1899.***

Meckel, J. F. *Ueber die Zwickelbeine am menschlichen Schädel. Beitr. z. vergl. Anat. Bd. I. H. 2.* ***1809.***

— *Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Centralteile des Nervensystems bei den Säugetieren. Deutsch. Arch. f. d. Phys., herausgeg. von J. F. Meckel. Bd. I.* ***1815.***

— *Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. II: Besondere Anatomie. Knochenlehre, Bänderlehre, Muskellehre.* ***1816.***

— *Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. IV: Besondere Anatomie. Eingeweidelehre und Geschichte des Foetus.* ***1820.***

Mehnert, Frnst. *Kainogenese, eine gesetzmäßige Abänderung der embryonalen Entfaltung infolge von erblicher Uebertragung in der Phylogenese erworbener Eigentümlichkeiten. Morph. Arb., herausgeg. v. G. Schwalbe. Bd. VII.* ***1897.***

Miall, L. C. *The skull of the Crocodile. London* ***1878.***

Mies, Joseph. *Ueber die Knöchelchen in der Symphyse des Unterkiefers vom neugeborenen Menschen (Ossicula mentalia). Anat. Anz. Jahrg. 8.* ***1893.***

Mihalkovics, Victor v. *Wirbelsaite und Hirnanhang. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.* ***1875.***

— *Bau und Entwickelung der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verh. d. Anat. Ges. a. d. 10. Vers. in Berlin.* ***1896.***

— *Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Heymann's Handb. d. Laryngol. u. Rhinol. Bd. III.* ***1896.***

— *Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ. Eine morphologische Studie. Anat. Hefte. Bd. XI. H. 1/2.* ***1898.*** *(Jahreszahl des Bandes: 1899.)*

Minot, Charles Sedgvick. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe mit Zusätzen des Verfassers. Von Sándor Kaestner. Leipzig* ***1894.***

Moldenhauer. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des menschlichen Gehörorgans. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. XI.* ***1876.***

Möller, W. *Zur Kenntnis der Entwickelung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schlangen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LXV.* ***1905.***

Müller, Heinrich. *Ueber das Vorkommen von Resten der Chorda dorsalis bei Menschen nach der Geburt und über ihr Verhältnis zu den Gallertgeschwülsten am Clivus. Zeitschr. f. rationelle Med. 3. Reihe. Bd. II.* ***1858.***

— *Ueber die Entwickelung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rachitischer Knochen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX.* ***1858.***

— *Ueber Verknöcherung. Eine Erwiderung an N. Lieberkühn. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. IV.* ***1863.***

Müller, Johannes. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, der Cyclostomen mit durchbohrtem Gaumen. Erster Teil: Osteologie und Myologie. Abh. d. Berliner Akad. d. Wiss. (Phys.-math. Abt.) Jahrg.* ***1834.*** *Berlin* ***1835.***

— *Nachträge zur vergleichenden Osteologie der Myxinoiden. Abh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Berlin* ***1840.***

— *Bericht über die Fortschritte der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere im Jahre 1842. Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med.* ***1843.***

— *Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre* ***1844.*** *Berlin* ***1846.***

Nestler, Karl. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 56. Bd. I.* ***1890.***

Neumayer, L. *Zur vergleichenden Anatomie des Kopfskelettes von Petromyzon Planeri und Myxine glutinosa. Münchener med. Abh. 7. Reihe. H. 7.* ***1898.***

Neuner, Richard. *Ueber angebliche Chordareste in der Nasenscheidewand des Rindes. Inaug.-Diss. München* ***1886.***

Nickerson, W. S. *The development of the scales of Lepidosteus. Bull. of the Museum of comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIV. No. 5.* ***1893.***

Noorden, Carl von. *Die Entwickelung des Labyrinthes bei Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg.* ***1883.***

Noorden, Werner von. *Beitrag zur Anatomie der knorpeligen Schädelbasis menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg.* ***1887.***

Oken. *Ueber die Bedeutung der Schädelknochen. Ein Programm beim Antritt der Professur an der Gesamtuniversität zu Jena.* ***1807.***

Osawa, Gakutaro. *Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LI.* ***1898.***

— *Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mitt. a. d. med. Fak. d. Kaiserl. japan. Universität zu Tokio. Bd. V.* ***1902.***

Osborn, Henry Fairfield. *Origin of the Mammalia. III. Occipital condyles of Reptilian tripartite type. The American Naturalist. Vol. XXXIV.* ***1900.***

Owen, R. *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals. Part I. Fishes. London* ***1846.***

Parker, T. Jeffery. *Observations on the anatomy and development of Apteryx. Philosophical Transactions of the Royal Soc. of London. Vol. CLXXXII.* ***1891.***

— *Additional observations on the development of Apteryx. Ibid. Vol. CLXXXIII. For the year* ***1892.***

Parker, W. K. *On the structure and development of the skull in the Ostrich tribe. Philosophical Transactions of the Royal Soc. of London. Vol. CLVI. For the year 1866. London* ***1866.***

— *On the structure and development of the skull of the common fowl (Gallus domesticus). Ibid. Vol. CLIX. For the year* ***1869.*** *London* ***1870.***

— *On the structure and development of the skull of the common frog (Rana temporaria). Ibid. Vol. CLXI. For the year* ***1871.*** *London* ***1872.***

— *On the structure and development of the skull in the pig. Ibid. Vol. CLXIV. For the year 1874. London* ***1874.***

— *On the morphology of the skull in the Woodpeckers (Picidae) and Wrynecks (Yungidae). Transactions of the Linnean Soc. Ser. 2. Zoology. Vol. I.* ***1875.***

— *On Aegithognathous Birds. (Part I.) Transactions of the Zool. Soc. of London. Vol. IX. Pt. 5.* ***1875.*** *(Jahreszahl d. Bandes: 1877.)*

— *On the structure and development of the skull in the Batrachia. Pt. II. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London. Vol. CLXVI.* ***1876.***

— *On the structure and development of the bird's skull. Transact. of the Linnean Soc. of London. Ser. 2. Vol. I. Zoology. Pt. 3.* ***1876*.*** *(Jahreszahl des Bandes: 1879.)*

— *On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. Pt. I. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London. Vol. CLXVII. Pt. 2.* ***1877.***

— *On the structure and the development of the skull in the common snake (Tropidonotus natrix). Ibid. Vol. CLXIX. For the year* ***1878.*** *London* ***1879.***

— *On the structure and development of the skull in Sharks and Skates. Transact. of the Zool. Soc. of London. Vol. X. Pt. 4.* ***1878.*** *(Jahreszahl d. Bandes: 1879.)*

— *On the skull of the Aegithognathous Birds. Pt. II. Ibid. Vol. X. Pt. 6.* ***1878.*** *(Jahreszahl von Vol. X: 1879.)*

— *On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Pt. I. On the skull of the common Lizards (Lacerta agilis, L. viridis, and Zootoca vivipara). Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London. Vol. CLXX. For the year* ***1879.*** *London* ***1880.***

— *Report on the development of the Green Turtle (Chelone viridis Schneid.). Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger, during the years 1873—76. Zoology. Vol. I. Pt. 5.* ***1880.***

— *On the structure and development of the skull in Sturgeons (Acipenser ruthenus). Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London. Vol. CLXXIII. For the year 1882. Pt. 1.* ***1882.***

— *On the structure and development of the skull in the Batrachia. Pt. III. Ibid. Vol. CLXXII. For the year* ***1881.*** *London* ***1882.***

— *On the morphology of the skull in the Amphibia Urodela. Transact. of the Linnean Soc. of London. Ser. 2. Vol. II. Zoology. Pt. 3 (1879—1888).* ***1882.***

— *On the structure and development of the skull in the Urodeles. Transact. of the Zool. Soc. of London. Vol. XI. Pt. 6.* ***1882*.*** *(Jahreszahl d. ganzen Vol. XI: 1885.)*

— *On the development of the skull in Lepidosteus osseus. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London. For the year 1882. Pt. 2.* ***1882†.***

— *On the skeleton of the Marsipobranch fishes. Ibid. For the year* ***1883.***

— *On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. of the Zool. Soc. of London. Vol. XI. Pt. 9.* ***1883*.*** *(Jahreszahl von Vol. XI: 1885.)*

— *On the morphology of a Reptilian Bird, Opisthocomus cristatus. Ibid. Vol. XIII. Pt. 2.* ***1891.***

— *and* **Bettany, G. T.** *The morphology of the skull. London* ***1877.***

Parker, W. N. *On some points in the structure of the young of Echidna aculeata. Proceedings of the Zool. Soc. of London.* **1894.**

Parsons, F. G. *The joints of Mammals compared with those of man: a course of lectures delivered at the Royal College of surgeons of England. The Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIV. N. S. Vol. XIV. Pt. 1.* **1899.** *(Jahreszahl d. Bandes: 1900.)*

Paulisch, Otto. *Das vordere Ende der Chorda dorsalis und der Franck'sche Nasenkamm. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg.* **1887.**

Paulli, Simon. *Ueber die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren. Eine morphologische Studie. I. Ueber den Bau des Siebbeins. Ueber die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Monotremen und den Marsupialiern. Morph. Jahrb. Bd. XXVIII. H. 1.* **1899.** *(Jahreszahl d. Bandes: 1900.)*

— *Ueber die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren. Eine morphologische Studie. II. Ueber die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Ungulaten und Probosciden. Ebenda. Bd. XXVIII. H. 2.* **1900.**

— *Ueber die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren. Eine morphologische Studie. III. Ueber die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Insectivoren, Hyracoideen, Chiropteren, Carnivoren, Pinnipedien, Edentaten, Rodentiern, Prosimiern und Primaten, nebst einer zusammenfassenden Uebersicht über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren. Ebenda. Bd. XXVIII. H. 4.* **1900*.**

Peter, Karl. *Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Inaug.-Diss. Freiburg i. B.* **1894.**

— *Die Entwickelung und funktionelle Gestaltung des Schädels von Ichthyophis glutinosus. Morph. Jahrb. Bd. XXV. H. 4.* **1898.**

— *Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LX.* **1902.**

Peters, Wilh. *Ueber einen dem Lepidosiren annectens verwandten Fisch von Quellimane. Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg.* **1845.**

— *Ueber die bei Beuteltieren im Entwickelungszustande vorkommende Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer, als einen neuen Beweis für die Uebereinstimmung dieses Knochens mit dem Os quadratum der übrigen Wirbeltierklassen. Monatsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Aus d. Jahre* **1867.** *Berlin* **1868.**

— *Ueber das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabeltiere in Bezug auf die Frage von der Deutung des Quadratbeins bei den Vögeln. Ebenda. Aus d. Jahre* **1867*.** *Berlin* **1868.**

— *Note on the homology of the tympanic bone. Proceedings of the Zool. Soc. of London. For the year* **1867†.**

— *Ueber die Gehörknöchelchen und den Meckel'schen Knorpel bei den Krokodilen. Monatsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Aus dem Jahre* **1868.** *Berlin* **1869.**

— *Ueber die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen, sowie über die Höhlen des Unterkiefers der Krokodile. Ebenda. Aus dem Jahre* **1869.** *Berlin* **1870.**

— *Ueber die Gehörknöchelchen und ihr Verhältnis zu dem ersten Zungenbeinbogen bei Sphenodon punctatus. Ebenda. Aus dem Jahre* **1874.** *Berlin* **1875.**

Platt, Julia B. *Ectodermic origin of the cartilages of the head. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

— *Ectodermic origin of the cartilages of the head. Tufts College Studies No. 1.* **1904.** *(Abdruck des Aufsatzes im Anat. Anz. Bd. VIII.)*

— *The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in Necturus. Morph. Jahrb. Bd. XXV. Heft 3.* **1897.** *(Jahreszahl des Bd.: 1898.)*

Politzer, A. *Zur Anatomie des Gehörorgans. II. Ueber den Processus styloideus. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. IV (N. F. Bd. III).* **1875.** *Steht auch in: Beitr. z. Anat. u. Physiol. als Festgabe Carl Ludwig zum 15. Oktober 1878 gewidmet von seinen Schülern. Leipzig 1875.*

Pollard, H. B. *On the anatomy and phylogenetic position of Polypterus. Zool. Jahr. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. V.* **1891.**

— *The „cirrhostomial" origin of the head in Vertebrates. Preliminary notice. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

— *Ueber Labialknorpel. Verhandlung. der Anat. Gesellschaft auf der 9. Versammlung in Basel* **1895.**

— *The oral cirri of Siluroids and the origin of the head in Vertebrates. Zool. Jahrb. Bd. VIII. Abt. f. Morph.* **1895.**

Rabl, C. *Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz. Jhrg. 2.* ***1887.***
— *Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV.* ***1889.***
— *Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandlung. der Anat. Gesellschaft auf der 5. Versammlung in Wien* ***1892.***
Rabl-Rückhard, H. *Das gegenseitige Verhältnis der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirns. Morph. Jahrb. Bd. VI.* ***1880.***
— *Zur Albrecht-Kölliker'schen Streitfrage über die vordere Endigung der Chorda dorsalis. Anat. Anz. Jhrg. 1.* ***1886.***
Rambaud, A. *et* **Renault, Ch.** *Origine et développement des os. Paris* ***1864.***
Ranke, Johannes. *Der Stirnfortsatz der Schläfenschuppe bei den Primaten. Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der K. bayr. Akademie der Wissenschaften zu München. Bd. XXVIII. Jhrg.* ***1898.*** *München* ***1899.***
— *Die überzähligen Hautknochen des menschlichen Schädeldaches. Abhandlung. der K. bayr. Akademie der Wissenschaften. II. Klasse Bd. XX. Abt. 2. München* ***1899.***
— *Ueber die überzähligen Knochen der menschlichen Schädeldecke. Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der K. bayr. Akademie der Wissenschaften zu München. Bd. XXIX. Jhrg.* ***1899.***
Rathke, Heinrich. *Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (Ammocoetes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon Planeri). Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Vierte Abteil. Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig. Bd. II. Heft 2. Halle* ***1827.***
— *Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga u. Dorpat* ***1832.***
— *Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber natrix). Königsberg* ***1839.***
— *Bemerkungen über die Entwickelung des Schädels der Wirbeltiere. Vierter Bericht über das naturwissenschaftliche Seminar bei der Universität zu Königsberg. Königsberg* ***1839***
— *Ueber die Entwickelung der Schildkröten.* ***1848.***
Reichert, C. *De embryonum arcubus sic dictis branchialibus. Diss. inaug. ord. med. Berolini* ***1836.***
— *Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugetieren. Müller's Arch. für Anat., Physiol. und wissensch. Mediz.* ***1837.***
— *Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien, nebst den Bildungsgesetzen des Wirbeltierkopfes im allgemeinen und seinen hauptsächlichsten Variationen durch die einzelnen Wirbeltierklassen. Königsberg* ***1838.***
— *Zur Kontroverse über den Primordialschädel. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Jhrg.****1849.***
— *Zur Streitfrage über die Gebilde der Bindesubstanz, über die Spiralfaser und über den Primordialschädel. Ebenda.* ***1852.***
Ridewood, W. G. *On the hyoid arch of Ceratodus. Proceedings of the Zoological Society of London.* ***1894.***
— *On the structure and development of the hyobranchial skeleton and larynx in Xenopus and Pipa; with remarks on the affinities of the Aglossa. Journ. of the Linnean Society of London. Zoology. Vol. XXVI. London* ***1897.***
— *On the structure and development of the hyobranchial skeleton of the Parsley-Frog (Pelodytes punctatus). Proceedings of the Zoological Society of London. For the year* ***1897*.***
— *On the development of the hyobranchial skeleton of the midwife-toad (Alytes obstetricans). Ibid. For the year* ***1898.***
Robin, Ch. *et* **Herrmann.** *Mémoire sur la génératian et la régénération de l'os des cornes caduques et persistantes des Ruminants. Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. T. XCIV.* ***1882.***
Rolph, W. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II.* ***1876.***
Röse, Carl. *Ueber Zahnbau und Zahnwechsel des Dipnoer. Anat. Anz. Bd. VII.* ***1892.***
— *Ueber das Jacobson-Organ von Wombat und Opossum. Anat. Anz. Jhrg. 8.* ***1893.***
— *Beiträge zur Zahnentwickelung der Schwanzmolche. Morphologische Arbeiten, herausg. v. G. Schwalbe. Bd. IV. Heft 2.* ***1894.***
— *Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte Bd. IV: 1894.* ***1895.***
Rousseau, Emmanuel. *Description d'un nouvel os de la face chez l'homme. Annales des sciences naturelles. T. XVII.* ***1829.*** *(R. beschreibt ein „lacrymal externe ou petit unguis".)*

Rüdinger. *Ueber die Bildung der Kanäle und Hohlräume im menschlichen Schläfenbein. In: Beiträge zur Anatomie des Gehörorgans etc. München* ***1876.***

Sagemehl, M. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva L. Morph. Jahrb. Bd. IX.* ***1884.***

— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien. Ebenda. Bd. X.* ***1885.***

— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Ebenda. Bd. XVII.* ***1891.***

Saint-Remy, G. *Recherches sur l'extrémité antérieure de la corde dorsale chez les Amniotes. Archives de biologie. T. XIV.* ***1896.***

Salensky, W. *Entwickelungsgeschichte des Sterlet (Acipenser ruthenus). Arbeiten der Gesellschaft der Naturforscher an der K. Universität zu Kasan. T. VII. Lief. 3* ***1878*** *und T. X. Lief. 2* ***1880.***

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. VI.* ***1880.***

Sappey, Ph. C. *Traité d'Anatomie descriptive. 4. éd. T. I.* ***1888.***

Sarasin, Paul u. Fritz. *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. Bd. II. Heft 4. Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden* ***1890.***

Selenka. *Siehe Gadow.*

Semmer, Alexander. *Untersuchungen über die Entwickelung des Meckel'schen Knorpels und seiner Nachbargebilde. Inaug.-Diss. Dorpat* ***1872.***

Semon, Richard. *Die Zahnentwickelung des Ceratodus forsteri. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. I. Jen. Denkschr. Bd. IV.* ***1899.***

Serres. *Recherches d'anatomie transcendante sur les lois d'organogénie appliquées à pathologique. Annales des sciences naturelles. T. XI.* ***1827.***

Sewertzoff, A. *Die Entwickelung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. No. 2.* ***1895.***

— *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. XIII.* ***1897.***

— *Die Metamerie des Kopfes von Torpedo. Ebenda. Bd. XIV.* ***1898.***

— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen. Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. No. 2—3.* ***1898*.***

— *Die Entwickelung des Selachierschädels. Ein Beitrag zur Theorie der korrelativen Entwickelung. Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer. Jena* ***1899.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte von Ascalabotes fascicularis. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. XVIII.* ***1900.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Ebenda. Bd. XXI.* ***1902.***

Seydel, O. *Ueber die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. XVII.* ***1891.***

— *Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Ebenda. Bd. XXIII.* ***1895.***

— *Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Festschr. z. 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur. Bd. II.* ***1896.***

— *Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. III. Denkschr. d. Mediz.-naturwissenschaftl. Gesellsch. z. Jena. Bd. VI.* ***1899.***

Siebenmann, F. *Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo in der 4. — 6. Woche. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jhrg.* ***1894.***

— *Mittelohr und Labyrinth. Bardeleben's Handb. d. Anat. d. Menschen. Bd. V. Abt. 2. Jena* ***1897.***

Siebenrock, Friedrich. *Zur Kenntnis des Kopfskelettes der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden. Annalen d. K. K. naturhistorischen Hofmuseums Wien. Bd. VII.* ***1892.***

— *Das Skelett der Lacerta Simonyi Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Sitzgsber. K. Akad. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CIII. Abt. I.* ***1894.***

Siebenrock, Fr. *Das Kopfskelett der Schildkröten. Ebenda. Bd. CVI. Abt. I.* **1897.**
— *Ueber den Bau und die Entwickelung des Zungenbein-Apparates der Schildkröten. Ann. d. K. K. naturhist. Hofmuseums Wien. Bd. XIII. Heft 4.* **1899.**
Sokolow, Paul. *Der Canalis cranio-pharyngeus. Inaug.-Diss. Basel.* **1904.** *(Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1904.)*
Solger, Bernhard. *Beiträge zur Kenntnis der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. I.* **1867.**
— *Ueber zwei im Bereiche des Visceralskeletts von Chimaera monstrosa vorkommende noch unbeschriebene Knorpelstückchen. Morph. Jahrb. Bd. I.* **1876.**
Spee, F. Graf von. *Kopf. Bardeleben's Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. I. Abt. 2. Jena* **1896.**
Spemann, Hans. *Ueber die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskeletts von Rana temporaria. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere. Bd. XI.* **1898.**
Spöndli, Heinrich. *Ueber den Primordialschädel der Säugetiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Zürich* **1846.**
Spurgat, F. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Tiere. Morph. Arb. Bd. V. H. 3.* **1896.**
Suchannek. *Ein Fall von Persistenz des Hypophysenganges. Anat. Anz. Jahrg. 2.* **1887.**
Suschkin, P. *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Schädels der Raubvögel. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.**
— *Zur Morphologie des Vogelskeletts. 1. Schädel von Tinnunculus. Nouv. Mém. Soc. Impér. des Natural. de Moscou. T. XVI. Livr. 2* **1899.**
Sutton, J. Bland. *Observations on the parasphenoid, the vomer and the palato-pterygoid arcade. Proceedings of the scientific meetings of the Zoological Society of London. For the year* **1884.**
— *On the relation of the orbito-sphenoid to the region Pterion in the side wall of the skull. Journal of Anat. and Phys. normal and pathol. Vol. XVIII.* **1884**
— *On the development and morphology of the human sphenoid bone. Proceedings of the scientific meetings of the Zoological Society of London. For the year* **1885.**
Swinnerton, H. H. *A contribution to the morphology of the Teleostean head skeleton, based upon a study of the developing skull of the three-spined Stickleback (Gasterosteus aculeatus). Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. XLV. N. S.* **1902.**
Symington, Johnson. *On the nose, the organ of Jacobson, and the dumb-bell-shaped bone in the Ornithorhynchus. Proceedings of the Zoological Society of London.* **1891.**
— *On the homology of the dumb-bell-shaped bone in the Ornithorhynchus. Journal of Anat. and Phys. Vol. XXX. N. S. Vol. X.* **1896.**
Schaffer, Joseph. *Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII.* **1888.**
— *Ueber das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im allgemeinen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LXI.* **1896.**
Schauinsland, H. *Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria. Skelettsystem, schallleitender Apparat, Hirnnerven etc. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LVI.* **1900.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. II. III. Zoologica. Originalabhandl. aus dem Gesamtgebiete der Zoologie, herausg. v. Carl Chun. Bd. XVI.* **1903.**
Schleip, Waldemar. *Die Entwickelung der Kopfknochen bei dem Lachs und der Forelle. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. med. Fak.* **1903.**
Schmid-Monnard, Carl. *Die Histogenese des Knochens der Teleostier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX.* **1883.**
Schmidt, Ernst. *Ueber das postembryonale Weiterbestehen des Jacobson'schen Organes und Knorpels beim Menschen und die Beziehungen derselben zu einander. Inaug.-Diss. med. Fakultät. Berlin* **1896.**
Schneider, Anton. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin* **1879.**
Schönemann, A. *Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums. Anat. Hefte. Bd. XVIII. H. 1.* **1901.**
Schreiner, K. E. *Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwickelung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII. H. 2 u. 3.* **1902.**
Schulze, Franz Eilhard. *Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. II. Mitteilung. Skelett, Muskulatur, Blutgefäße, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Atmungsbewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abhandl. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. z. Berlin vom Jahre 1892. Berlin* **1892.**

Schwalbe, G. *Ueber die Nasenmuscheln der Säugetiere und des Menschen. Sitzungsber. d. Physik.-ökon. Ges. zu Königsberg 1882. Schriften d. Physik.-ökon. Ges. zu Königsberg. Jahrg. 23.* ***1882.*** *Königsberg* ***1883.***

— *Ueber accessorische Schädelknochen des Menschen und accessorische Schädelnähte. Wiener klin. Wochenschr. No. 50.* ***1899.***

— *Ueber die Fontanella metopica (medio-frontalis) und ihre Bildungen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropolog. Bd. III. H. 1.* ***1901.***

— *Ueber den supranasalen Teil der Stirnnaht. Ebenda. Bd. III. H. 2.* ***1901*.***

— *Ueber geteilte Scheitelbeine. Ebenda. Bd. VI.* ***1903.***

— *Ueber die Stirnnaht bei den Primaten. Ebenda. Bd. VII.* ***1904.***

Schwegel, Andr. *Knochenvarietäten. Zeitschr. f. ration. Med. 3. Reihe. Bd. V.* ***1859.***

Schwink, F. *Ueber den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugetieren. München* ***1888.***

Staderini, R. *Intorno alle prime fasi di sviluppo dell'Anulus stapedialis. Monitore zoologico italiano. Vol. II. Anno 2.* ***1891.***

Stannius, H. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin* ***1846.***

— *Ueber die Deckknochen und die integrierenden Ossifikationen der Wirbel einiger Knochenfische. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg.* ***1849.***

— *Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl.* ***1854—1856.***

Staurenghi, C. *Dell'inesistenza di ossa pre- e postfrontali nel cranio umano e dei mammiferi, con un'appendice sulla quistione dell' osso sfenotico dei Mammiferi. Milano* ***1891.*** *(Unzugänglich. Ref. in: Monitore zoologico Italiano. Anno 2. 1891.)*

Steiner, F. *Ueber die Entwickelung der Stirnhöhlen und deren krankhafte Erweiterung durch Ansammlung von Flüssigkeiten. Arch. f. klin. Chir. Bd. XIII.* ***1872.***

Sternberg, M. *Ein bisher nicht beschriebener Kanal im Keilbein des Menschen. Anat. Anz. Jahrg. 3.* ***1888.***

— *Ein bisher nicht beschriebener Kanal im Keilbein des Menschen und mancher Säugetiere. Ein Beitr. z. Morph. d. Sphenoidalregion. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Anz. Jahrg.* ***1890.***

Steudener, Friedrich. *Beiträge zur Lehre von der Knochenentwickelung und dem Knochenwachstume. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. XIII.* ***1875.***

Stieda, Hermann. *Die Anomalien der menschlichen Hinterhauptsschuppe. Anat. Hefte. Bd. II. H. 1 (= H. IV).* ***1892.*** *(Jahreszahl d. Bd.* ***1893.****)*

Stieda, Ludwig. *Studien über die Entwickelung der Knochen und des Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.* ***1875.***

Stöhr, Philipp. *Zur Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.* ***1879.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Anurenschädels. Ebenda. Bd. XXXVI.* ***1881.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Festschrift zur Feier des 300-jährigen Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg. Gewidmet v. d. med. Fakult. das. Leipzig* ***1882.***

Strelzoff, Z. J. *Beiträge zur normalen Knochenbildung. Vorläufige Mitteilung. Cbl. f. d. med. Wiss. Jahrg. 10.* ***1872.***

— *Ueber die Histogenese der Knochen. Unters. a. d. pathol. Inst. z. Zürich. Herausg. von C. J. Eberth. H. 1. Leipzig* ***1873.***

Thomson, Arthur. *The orbito-maxillary frontal suture in man and the apes, with notes on the varieties of the human lachrymal bone. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXIV. N. S. Vol. IV.* ***1890.***

Toldt, C. *Die Knochen in gerichtsärztlicher Beziehung. Handb. d. gerichtl. Med., herausg. von J. Maschka. Bd. III. Tübingen* ***1882.***

— *Osteologische Mitteilungen. Lotos, Jahrb. f. Naturwiss. N. F. Bd. III u. IV. Prag* ***1883.*** *(1. Die Entstehung und Ausbildung der Conchae und der Sinus sphenoidales beim Menschen. 2. Ueber die Entwickelung des Scheitelbeines beim Menschen.)*

— *Ueber die Entwickelung des Scheitelbeines des Menschen. Prager Zeitschr. f. Heilk. Bd. IV.* ***1883*.***

Toldt, Karl jr. *Entwickelung und Struktur des menschlichen Jochbeines. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem.-naturwiss. Klasse. Bd. CXI. Abt. III.* ***1902.***

— *Die Querteilung des Jochbeines und andere Varietäten desselben. Ebenda. Bd. CXII. Abt. III.* ***1903.***

Tonkoff, W. *Zur Entwickelungsgeschichte des Hühnerschädels. Anat. Anz. Bd. XVIII.* ***1900.***

Traquair, Ramsay H. *On the cranial osteology of Polypterus. Journ. of Anat. and Phys. Vol. V. (Second Series Vol. IV).* ***1871.***

Turner, W. *The dumb-bell-shaped bone in the palate of Ornithorhynchus compared with the prenasal bone of the pig. Journ. of Anat. and Phys. normal and pathol. Vol. XIX.* **1885.**

Versluys, Jan. *Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XII. H. 2.* **1898.**

— *Entwickelung der Columella auris bei den Lacertiliern. Ein Beitrag zur Kenntnis der schallleitenden Apparate und des Zungenbeinbogens bei den Sauropsiden. Ebenda. Bd. XIX. H. 1.* **1903.**

Villy, Fr. *The development of the ear and accessory organs in the common frog. Quarterly Journ. of microscopical Science. Vol. XXX. N. S.* **1890.**

Virchow, Rudolf. *Untersuchungen über die Entwickelung des Schädelgrundes im gesunden und krankhaften Zustande und über den Einfluß derselben auf Schädelform, Gesichtsbildung und Gehirnbau. Berlin* **1857.**

— *Ueber einige Merkmale niederer Menschenrassen am Schädel. Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wiss. z. Berlin. Phys. Kl. Abt. II. Aus d. Jahre* **1875.** *(Berlin 1876.)*

Voeltzkow, Alfred. *Biologie und Entwickelung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis Grand. Abhandl. herausg. v. d. Senckenbergischen naturf. Ges. Bd. XXVI. H. 1.* **1899.** *(Jahreszahl d. Bd.: 1902.)*

Vrolik, A. J. *Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederländ. Arch. f. Zool. Vol. I.* **1873.**

Walter, Ferdinand. *Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien. (Gekrönte Preisschrift.) Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXI. N. F. Bd. XIV.* **1887.**

Walther, Johannes. *Die Entwickelung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes (Esox lucius). Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVI. N. F. Bd. IX.* **1882.**

Weber, Max. *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena* **1904.**

Weidenreich, Franz. *Die Bildung des Kinnes und seine angebliche Beziehung zur Sprache. Anat. Anz. Bd. XXIV.* **1904.**

— *Zur Kinnbildung beim Menschen. Ebenda. Bd. XXV.* **1904*.**

Weiss, Armin. *Die Entwickelung der Wirbelsäule der weißen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. H. 4.* **1901.**

White, Philip J. *The existence of skeletal elements between the mandibular and hyoid arches in Hexanchus and Laemargus. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.**

Wiedersheim, Robert. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen mit besonderer Berücksichtigung der Skelettverhältnisse. Genua* **1875.**

— *Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. III.* **1877.**

— *Nachträgliche Bemerkungen zu meiner Arbeit über das Kopfskelett der Urodelen. Ebenda. Bd. IV.* **1878.**

— *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena* **1879.**

— *Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Planeri mit besonderer Berücksichtigung der spinalartigen Hirnnerven. Morph. Stud. H. 1.* **1880.**

— *Das Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus ang.). Ebenda. H. 1.* **1880.**

Wijhe, J. W. van. *Ueber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. V.* **1882.**

— *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam* **1882.**

— *Ueber Somiten und Nerven im Kopf von Vögel- und Reptilienembryonen. Zool. Anz. Jhrg. 9.* **1886.**

— *Die Kopfregion der Kranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889.**

— *Ueber Amphioxus. Ebenda. Bd. VIII.* **1893.**

— *Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus. Petrus Camper. Deel 1.* **1902.**

Wilder, H. H. *A contribution to the anatomy of Siren lacertina. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. IV.* **1891.**

— *The skeletal system of Necturus maculatus Rafinesque. Memoirs of the Boston Society of Natural History. Vol. V. No. 9.* **1903.**

Willcox, M. A. *Notes on the occipital region of the trout, Trutta fario. Zool. Bull. Vol. II.* **1899.**

Willey, Arthur. *The later development of Amphioxus. Quarterly Journ. of microsc. Science. Vol. XXXII. N. S.* **1891.**

Williamson, W. C. *On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid fish. Philosoph. Transact. of the Royal Society of London. For the year 1849. London* **1849.**

— *Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes. Ebenda. For the year 1851. London* **1851.**

Wilson, J. T. *Observations upon the anatomy and relations of the „dumb-bell-shaped" bone in Ornithorhynchus, with a new theory of its homology; and upon a hitherto undescribed character of the nasal septum in the genera Ornithorhynchus and Echidna. Proceed. of the Linnean Society of New South Wales. Ser. 2. Vol. IX.* **1894.**

Wińcza, H. *Ueber einige Entwickelungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugetieren. Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau.* **1896.**

Windischmann, C. J. *De penitiori auris in Amphibiis structura. Diss. inaug. Bonnae* **1831.**

Winslow, Guy Monroe. *The chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies. No. 5.* **1898.**

Witebsky, Michael. *Die Entwickelungsgeschichte des schallleitenden Apparates des Axolotl (Siredon pisciformis). Inaug.-Diss. Berlin.* **1896.**

Zabel, Erich. *Varietäten und vollständiges Fehlen des Thränenbeins beim Menschen. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte. Bd. XV.* **1900.**

Zander, Richard. *Beiträge zur Morphologie der Dura mater und zur Knochenentwickelung. Festschr. z. 70. Geburtst. v. Carl v. Kupffer.* **1899.**

Zondek, M. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwick. Bd. XLIV.* **1895.**

Zuckerkandl, C. *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Naso-Ethmoidalregion. Mediz. Jahrb., herausg. v. d. K. K. Gesellsch. d. Aerzte Wien.* **1878.**

— *Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle und ihrer pneumatischen Anhänge. Bd. I. Wien* **1882.**

— *Ueber die morphologische Bedeutung des Siebbeinlabyrinthes. Nach einem im „Verein der Aerzte" zu Graz am 13. Juni 1887 gehaltenen Vortrage. Wien. mediz. Wochenschr. Jhrg. 37.* **1887.**

— *Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere. Eine vergleichend-anatomische Studie. Stuttgart* **1887*.**

— *Die Siebbeinmuscheln des Menschen. Anat. Anz. Jahrg. 7.* **1892.**

— *Die Entwickelung des Siebbeines. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. a. d. 6. Vers. in Wien* **1892†.**

— *Geruchsorgan. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelgsgesch. Bd. II.: 1892.* **1893.**

Uebersicht des Inhaltes.

I. Allgemeine Entwickelungsgeschichte des Kopfskelettes.

II. Spezielle Entwickelungsgeschichte des Kopfskelettes.

Register.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

Berichtigung zu Band III, Teil 2.

Auf p. 573 ist anstatt Sechstes Kapitel zu lesen
Siebentes Kapitel.

